BULLETIN du MUSÉUM NATIONAL d'HISTOIRE NATURELLE

PUBLICATION BIMESTRIELLE

sciences de la terre

17

N° 97 NOVEMBRE-DÉCEMBRE 1972

BULLETIN
du
MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

57, rue Cuvier, 75005 Paris

Directeur : Pr M. Vachon.

Comité directeur : Prs Y. Le Grand, C. Lévi, J. Dorst.

Rédacteur général : Dr. M.-L. Bauchot.

Secrétaire de rédaction : Mme P. Dupérier.

Conseiller pour l'illustration : Dr. N. Hallé.

Le *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*, revue bimestrielle, paraît depuis 1895 et publie des travaux originaux relatifs aux diverses branches de la Science.

Les tomes 1 à 34 (1895-1928), constituant la 1re série, et les tomes 35 à 42 (1929-1970), constituant la 2e série, étaient formés de fascicules regroupant des articles divers.

A partir de 1971, le *Bulletin* 3e série est divisé en six sections (Zoologie — Botanique — Sciences de la Terre — Sciences de l'Homme — Sciences physico-chimiques — Écologie générale) et les articles paraissent, en principe, par fascicules séparés.

S'adresser :

— pour les **échanges,** à la Bibliothèque centrale du Muséum national d'Histoire naturelle, 38, rue Geoffroy-Saint-Hilaire, 75005 Paris (C.C.P., Paris 9062-62) ;

— pour les **abonnements** et les **achats au numéro,** à la Librairie du Muséum 36, rue Geoffroy-Saint-Hilaire, 75005 Paris (C.C.P., Paris 17591-12 — Crédit Lyonnais, agence Y-425) ;

— pour tout ce qui concerne la **rédaction,** au Secrétariat du *Bulletin*, 57, rue Cuvier, 75005 Paris.

Abonnements :

Abonnement Général : France, 260 F ; Étranger, 286 F.
Zoologie : France, 200 F ; Étranger, 220 F.
Sciences de la Terre : France, 50 F ; Étranger, 55 F.
Sciences de l'Homme : France, 45 F ; Étranger, 50 F.
Botanique : France, 40 F ; Étranger, 44 F.
Sciences Physico-Chimique : France, 15 F ; Étranger, 16 F.

BULLETIN DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
3e série, nº 97, novembre-décembre 1972, Sciences de la Terre 17

Recherches sur les Madréporaires du Trias.
I. Famille des Stylophyllidae

par Jean-Pierre Cuif *

Résumé. — La confrontation des diagnoses des genres utilisés pour classer les Madréporaires du Trias avec les caractères microstructuraux des espèces qu'ils réunissent révèle l'hétérogénéité de groupements proposés sur des bases principalement morphologiques.

Les différences structurales irréductibles ainsi mises en évidence, entre les taxons composant la famille des Stylophyllidae telle qu'elle est actuellement admise, sont confirmées, sur le plan histologique, par la variété des caractéristiques du tissu squelettique de ces polypiers.

SOMMAIRE

INTRODUCTION 213
Orientation des recherches 213
Matériel 215
Méthode d'étude 216

FAMILLE DES STYLOPHYLLIDAE 218
Genre **Stylophyllum** 220
Rappel de la structure de l'espèce-type 220
Différentes espèces distinguées par Frech, 1890, et Volz, 1896 223
Stylophyllum polyacanthum Reuss, 1854 223
Stylophyllum paradoxum Frech, 1890 227
Stylophyllum tenuispinum Frech, 1890 232
Stylophyllum pygmaeum Frech, 1890 232
Stylophyllum praenuntians Volz, 1896 236
Caractéristiques microstructurales du genre *Stylophyllum* 237

Genre **Stylophyllopsis** Frech, 1890 239
Stylophyllopsis polyactis Frech, 1890 239
Les espèces de Fischerwiese 242
Stylophyllopsis zitteli Frech, 1890 243
Stylophyllopsis mosjvari Frech, 1890 249
Espèces de valeur douteuse et morphotypes non différenciés 252

* *Laboratoire de Paléontologie, Bât. 504, Faculté des Sciences, 91405 Orsay.*

Stylophyllopsis rudis (Emmrich, 1853) 252
Stylophyllopsis praenuntians (Volz, 1896) 254
Sens du terme générique *Stylophyllopsis* 256

Genre **Protoheterastraea** Wells, 1937 = **Hexastraea** Volz, 1896 258
Microstructure 260
Étude des stades ontogéniques initiaux 262
Étude de la gemmation 264
Position systématique de ce type structural 268

Genre **Cyathocoenia** Duncan, 1897 269
Diagnoses spécifiques originales 269
Caractères microstructuraux des espèces *C. andreaei* et *C. milchi* 270
Révision de *Coelocoenia decipiens* (Laube) 271
Cyathocoenia milchi Volz, 1896 274
Position de ces deux espèces dans le genre *Cyathocoenia* et parmi les Stylophyllidae. 276
Conclusion 277

Genre **Coccophyllum** Reuss, 1864 278
Diagnose originale 278
Résultats de l'étude de Frech 278
Coccophyllum sturi Reuss, 1864 278
Coccophyllum acanthophorum Frech, 1890 280
Conclusion 282

DONNÉES MINÉRALOGIQUES ET MORPHOLOGIQUES SUR LES CONSTITUANTS DU TISSU SQUELETTIQUE DANS LES GENRES ÉTUDIÉS 284
Généralités 284
Résultats obtenus sur des représentants d'espèces étudiées dans les précédents chapitres 285
Signification systématique de ces résultats 285

CONCLUSION 288

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES 290

INTRODUCTION

Orientation des recherches

Les connaissances actuelles sur les Madréporaires triasiques sont réunies pour l'essentiel dans deux mémoires parus à la fin du siècle dernier, et consacrés aux faunes du Trias supérieur des Alpes orientales.

Il s'agit tout d'abord d'un travail de 1890 où F. Frech étudie les polypiers des couches de Zlambach, affleurements de faible étendue mais très riches, qui ont fourni à cet auteur un abondant matériel attribué en son temps au Norien (et que des faunes d'ammonites ont permis de dater depuis du Rhétien ; Fuchs, 1904).

Le second mémoire fondamental est issu des travaux de Volz (1896) — avec la collaboration partielle de Frech — et porte sur les Madréporaires des couches carniennes de Saint-Cassian.

Ces deux mémoires doivent l'importance qu'ils ont conservée jusqu'à présent au fait qu'ils représentent le premier essai de synthèse réalisé sur des faunes complètes, prenant en considération la plupart des gisements connus à l'époque. On y trouve également, et ce n'est pas là leur moindre intérêt, des tentatives d'utilisation de critères histologiques et microstructuraux, sous l'influence de Pratz (1882).

Trop limités géographiquement, et plus ou moins cohérents, ces premiers essais n'en confèrent pas moins à leurs auteurs le mérite d'avoir pressenti l'intérêt de l'observation des structures fines, et c'est d'ailleurs Volz qui dans cette voie s'est le plus avancé, très favorisé par l'excellente conservation des faunes de Saint-Cassian.

Autre originalité de ces deux ouvrages, leur conception des rapports entre les Madréporaires du Paléozoïque et les faunes qui leur succèdent diffèrent beaucoup des idées qui se dégagent des travaux de Milne-Edwards, 1848, et de Kunth, 1869. Rappelons que ces dernières ont par la suite prévalu grâce à l'influence de l'ouvrage de Haeckel, 1896.

A tous égards donc, par le nombre et l'importance des gisements étudiés, par l'originalité des conceptions ou la nouveauté des méthodes, ces deux mémoires apparaissent comme l'achèvement des travaux partiels parus avant eux — depuis les premières descriptions de Münster (1839), Klipstein (1843) et Reuss (1865), jusqu'à la publication de Laube (1865) — et qui demeuraient limités (au moins quant aux Madréporaires) à de très sommaires analyses.

Depuis la parution des travaux de Frech et de Volz, notre connaissance de l'aire de répartition des Madréporaires triasiques s'est considérablement accrue à la faveur des descriptions régionales. A partir des chaînes alpines, leur domaine s'est progressivement étendu à l'ensemble du globe. Parmi les innombrables mentions de Madréporaires du Trias (documents fréquemment réduits à la citation d'un petit nombre d'espèces dont les caractères structuraux ne sont que sommairement indiqués) se détachent les travaux de Papp (1900) sur le Trias de Bakony, de Smith (1912) sur les faunes du Trias d'Amérique du Nord, ou également de Vinassa de Régny (1908) sur celles de Timor.

Néanmoins, le caractère commun de tous ces travaux est qu'ils reprennent les taxons mis en place par FRECH et VOLZ sans qu'une analyse plus poussée en précise la signification, de sorte que, si nous sommes actuellement mieux renseignés sur l'ampleur du domaine occupé par les Madréporaires au Trias, notre connaissance de la composition de la faune à cette époque ne se trouve pas améliorée dans la même proportion.

Cependant, en dehors de leur intérêt intrinsèque, les faunes du Trias ont acquis une importance particulière depuis que s'est imposé l'usage de répartir les Madréporaires en deux ensembles entièrement distincts, fondés sur les modalités du développement de l'appareil septal et se succédant de part et d'autre de la limite permo-triasique. Dans une telle conception, clairement exprimée et figurée par J. W. WELLS *in* MOORE (1956 : 362-365), les polypiers triasiques sont donc considérés comme des lignées néoformées à partir d'hypothétiques actiniaires et représentent l'origine exclusive de tous les Madréporaires post-paléozoïques jusqu'aux formes actuelles.

Cette substitution complète, aux familles connues du Permien, de lignées triasiques nouvelles, est corroborée, d'après les données actuelles, par une modification biologique importante : le remplacement de la calcite par l'aragonite comme minéral constituant les unités cristallines (fibres) des polypiers. On admet communément en effet (cf. LOWESTAM, 1963 ; f. 12, ainsi que CHILINGAR, BISSEL et FAIRBRIDGE, 1967 : 65) que les Madréporaires paléozoïques édifiaient un polypier en calcite, alors qu'à partir du Trias, comme de nos jours, les fibres cristallisent en aragonite. Cette différence minéralogique serait en corrélation avec une évolution de la taille des fibres du squelette qui serait beaucoup plus faible chez les espèces actuelles que chez les formes paléozoïques.

La brève analyse ci-dessus montre la disproportion considérable entre le volume restreint des données originales, l'ampleur des questions qui demeurent posées et la masse des faits qui doivent être réunis en un ensemble cohérent. Il apparaît non moins clairement qu'il ne pouvait être question de substituer globalement aux anciens cadres, dont l'analyse révèle rapidement la fragilité, une systématique fondée seulement sur des critères de même ordre. L'importance croissante des données histologiques et microstructurales imposait de procéder, préalablement à tout essai de synthèse, à une révision des taxons actuellement admis en fonction d'observations nouvelles portant sur les structures fines.

C'est essentiellement la nécessité d'un réexamen préliminaire des genres utilisés par FRECH et VOLZ pour les Madréporaires des Alpes qui a déterminé l'organisation générale de ce travail. A partir de ces taxons pris comme cadre de départ, et sans préjuger de leur valeur générale, il est possible de compléter les diagnoses en y intégrant les observations tirées de l'étude des microstructures. Comme nombre des genres utilisés par FRECH et VOLZ pour la systématique des formes du Trias ont également été employés par d'autres auteurs pour des périodes ultérieures, il se trouve que, très fréquemment, les critères microstructuraux caractéristiques de ces termes génériques sont déjà actuellement connus. L'introduction des données microstructurales dans les diagnoses des formes triasiques permet donc de vérifier si les termes génériques actuellement utilisés pour elles demeurent adaptés à leur désignation.

Il devient également possible, de cette façon, d'examiner la valeur des groupements de ces termes génériques tels qu'ils ont été opérés par les auteurs de systématiques générales des Madréporaires. Les profondes divergences de vues qui se manifestent d'ailleurs à ce sujet — même en limitant la comparaison aux deux plus récents essais (J. ALLOITEAU,

1952, et J. W. Wells, 1956) — sont très révélatrices des lacunes de nos connaissances actuelles à l'égard des taxons triasiques.

Par contre, la définition des catégories taxinomiques les plus inférieures apparaît très prématurée, et ne sera pas envisagée dans l'immédiat. C'est une situation paradoxale, imposée par les règles taxinomiques en usage, que d'être dans l'obligation de définir quasi *a priori* les taxons qui, au contraire, ne peuvent être normalement conçus que comme l'aboutissement d'une série convergente d'études où doivent mutuellement se contrôler les données biologiques et géologiques.

Or, les gisements-types à partir desquels ont été érigés la très grande majorité des taxons actuellement admis comme espèce ont pour caractéristiques communes d'être des thanatocœnoses formées dans les assises marneuses bordant les édifices « récifaux » proprement dits. Ce mode de gisement, très favorable à la conservation des caractères structuraux fondamentaux — tels que l'architecture septale — s'oppose, bien évidemment, à la mise en évidence de rapports entre les variations morphologiques ou ornementales et d'éventuelles influences écologiques. Récemment encore, M. Lecomte (1970) a montré, à partir d'espèces du Dévonien des Ardennes, tout l'intérêt de telles observations pour une meilleure compréhension des taxons les plus inférieurs.

Qui plus est, au-delà de l'étude d'un gisement ponctuel, à une plus vaste échelle géographique, on ne dispose pas actuellement de données descriptives suffisamment précises, non plus d'ailleurs que de gisements dont la succession chronologique permettrait de reconstituer l'évolution de la faune dans le temps.

Il résulte de cet état de choses qu'on peut valablement tenter actuellement une subdivision prenant en considération les caractères structuraux fondamentaux, mais que, par contre, la définition des taxons du groupe-espèce ne peut être envisagée de façon biologiquement significative (les termes de rang spécifique utilisés au cours de cette étude ne représentant actuellement que le résultat d'observations portant sur quelques dizaines de spécimens, dans les cas les plus favorables).

La recherche des critères microstructuraux pour les taxons supérieurs à ceux du groupe-espèce sera donc conduite en utilisant, comme point de départ, les termes génériques utilisés par Frech et par Volz, sauf de rares exceptions à propos de genres érigés ultérieurement et toujours de façon isolée. Pour les taxons supérieurs (famille et sous-ordre), la comparaison portera sur les groupements proposés par ces mêmes auteurs et, en outre, sur ceux des deux plus récents Traités de systématique générale des Madréporaires : celui établi par J. Alloiteau *in* Piveteau (1952, vol. 1) et celui de J. W. Wells *in* Moore (1956, part F).

Matériel

Les collections des anciens auteurs, conservées principalement dans les Musées de Vienne et de Munich ont subi, lors de la dernière guerre, des dommages considérables : pratiquement la plus grande partie des spécimens autres que les originaux figurés ont disparu. Cet état de fait impliquait naturellement, en préliminaire à cette étude, la reconstitution d'une collection convenable à partir des gisements-types. C'est un travail qui a été entrepris depuis plusieurs années, lors de six campagnes d'été au cours desquelles j'ai pu exploiter les gisements suivants :

Gisement des Dolomites

1. Forcella di Sett-Sass. Bien que ce gisement se présente sans doute sous un aspect assez différent de celui que connurent Frech et Volz (changements que signalait déjà M. Ogilvie Gordon), il est néanmoins encore très favorable à une bonne exploitation. Situé au col déterminé par la haute paroi dolomitique du Sett-Sass au nord et le petit promontoire nommé Richthoffen-Riff, il représente l'affleurement à 2400 m d'altitude de la partie supérieure des couches de Saint-Cassian (Obere Kalk und Mergelgruppe de G. Mutschlechner, 1932). Parmi une abondante faune de type récifal, ce gisement fournit de nombreux fragments de Madréporaires dont la conservation est en général absolument remarquable, tous les caractères microstructuraux et histologiques demeurant analysables (cf. également p. 284 : Données minéralogiques).

2. Beaucoup plus étendu, le gisement de Seelandalp (12 km au nord nord-est de Cortina d'Ampezzo) fournit également une quantité appréciable de blocs fossilifères dans lesquels l'étude microstructurale des polypiers est possible dans de très bonnes conditions.

Gisements de Styrie et de Haute-Autriche

Les principaux gisements autrichiens sont localisés dans les couches de Zlambach, marnes noires et calcaires marneux dont les affleurements sont relativement restreints. Le plus connu d'entre eux est, sans conteste, Fischerwiese (est de Alt-Aussee), où ces sédiments contiennent une thanatocœnose composée quasi exclusivement de Madréporaires. Leur état de conservation, sans être aussi favorable que celui des spécimens des Dolomites, demeure néanmoins susceptible de fournir des indications très précises sur la microstructure et l'histologie des espèces classiquement décrites.

Alors que le gisement de Oedalm est actuellement perdu (déjà, en 1913, Spengler signalait sa presque totale disparition), un autre point s'est révélé très productif : c'est un affleurement des marnes de Zlambach situé à quelque distance de l'Austrianweg, sentier de montagne qui parcourt le massif du Dachstein, dans sa portion qui longe le flanc ouest de la chaîne du Dunnerkogel. Là encore, les échantillons sont conservés dans une marne noire et sont en très bon état.

Méthode d'étude

La présence de la majorité des spécimens originaux dans les collections allemandes et autrichiennes a constitué un élément très favorable à la première partie de cette étude. Chaque fois que cela a été possible, par exemple en utilisant des faces non figurées d'échantillons originaux, c'est à partir de ceux-ci qu'ont été complétées les diagnoses, en y adjoignant les caractères microstructuraux et histologiques correspondants. Dans les autres cas, la comparaison minutieuse des données relatives à la structure générale, la morphologie et l'ornementation septale des échantillons-types avec de nouveaux spécimens issus des mêmes gisements permet d'isoler avec précision des topotypes dont la concordance avec les originaux des anciens auteurs peut être vérifiée. Il est évident que le soin apporté à la mise en évidence et à la comparaison des caractères accessibles constitue la seule garantie qu'on puisse avoir quant à la signification des critères microstructuraux qui seront utilisés par la suite. C'est, en tout état de cause, le seul procédé envisageable lorsque l'état

de conservation de l'original figuré se révèle trop défectueux pour fournir les renseignements demandés.

Outre la prise en considération des caractères issus de l'examen des microstructures, les diagnoses seront complétées, dans toute la mesure du possible, par des informations concernant l'ontogenèse des espèces actuellement reconnues. C'est un type de renseignement de toute évidence fondamental dans l'optique d'une comparaison avec les Madréporaires paléozoïques. Toutefois, il serait vain d'en espérer une immédiate compréhension des rapports entre les deux ensembles, tant les données actuelles sont rares et éparses.

Les informations relatives à cette question ont été recherchées en utilisant des sections sériées réalisées au fil, à des distances consécutives variant de 0,4 à 0,8 mm selon les nécessités et les possibilités de l'appareil. Cette technique est naturellement très inférieure, quant à la densité des sections réalisées, à celle qui est habituellement utilisée pour ce genre d'étude (et qui consiste plutôt en surfaces d'abrasion successives qu'il est évidemment possible de réaliser beaucoup plus serrées). La technique utilisée ici permet, par contre, une première approche de la question en présentant un double avantage :

— L'observation par transparence permet de mettre en évidence des structures qui, tout en étant déjà différenciées, ne sont pas exprimées morphologiquement dans la cavité générale du polypier : par exemple les ébauches septales mises en place beaucoup plus précocement que ne l'indique leur apparition sous forme de lame radiaire proprement dite. Cette observation par transparence sur des sections très voisines permet également un contrôle continu de l'évolution des structures au cours de l'ontogenèse, de même qu'elle permet de déceler tout changement dans l'histologie.

— Autre avantage considérable, cette technique de sections sériées ne conduit pas à une destruction complète de l'échantillon étudié (ce qui est toujours le cas avec le système des surfaces d'abrasion successives) mais permet de conserver, sous formes de lames minces toujours réexaminables, une documentation précieuse pour la comparaison avec des données ultérieures.

*
* *

Compte tenu des observations présentées ci-dessus concernant l'orientation de ce travail et le choix des méthodes qui y sont employées, il est clair que l'ordre dans lequel sont présentés les taxons étudiés ne préjuge en rien de leur position ni de leurs rapports dans l'essai de systématique vers lequel tendent ces recherches. La disposition choisie représente plutôt un compromis entre la nécessité d'une révision des taxons actuellement admis à partir des travaux sur les gisements classiques des Alpes et l'introduction progressive de nouveaux termes correspondant à des types structuraux ignorés jusqu'ici, et issus des très importants gisements du Taurus lycien (Anatolie) découverts d'abord par A. Poisson (1967), puis considérablement étendus par J. Marcoux (travaux de l'Équipe de Recherches Associée au CNRS n° 9 — Dir. Pr J. H. Bruxx).

A cet égard, ce premier fascicule est un peu exceptionnel puisqu'il est uniquement fondé sur des spécimens issus du Trias alpin. S'il est, en outre, exclusivement consacré à la famille des Stylophyllidae, c'est que l'analyse de ce groupe révèle des types structuraux très différents, à travers un nombre relativement restreint de formes, et constitue ainsi un cadre très favorable à la présentation des objectifs de cette étude.

Famille des STYLOPHYLLIDAE Volz, 1896

Cet ensemble fut initialement conçu comme une subdivision des Astraeidae triasiques, en réunissant au genre *Stylophyllum*, créé depuis longtemps déjà par Reuss (1854), le terme *Stylophyllopsis* issu des observations de Frech (1890 : 48). Élevé au rang de famille autonome par Volz (1896 : 85), qui adjoignit aux deux genres précédents les termes *Hexastraea* n. g. et *Cyathocoenia* Dunc. emend., c'est encore à peu près sous cette forme que le taxon ainsi défini est accepté par les auteurs ayant élaboré une systématique générale des Madréporaires.

La brève confrontation réalisée ci-dessous entre les subdivisions proposées jusqu'à présent met en évidence :

— une variation relativement faible dans le groupement des genres réunis sous le terme Stylophyllidae, état de fait qui résulte des particularités structurales très accusées de ces formes ;

— par contre, des conceptions très différentes quant à la position de l'ensemble ainsi défini dans le cadre systématique général.

1. Conception initiale : Frech, 1890
   Famille : Astraeidae
      Sous-famille : Stylophyllinae nov. nom.
         Genres : *Stylophyllum* Reuss emend.
                  Stylophyllopsis nov. gen.

2. Schéma proposé par Volz, 1896 : 85
   Famille : Stylophyllidae
         Genres : *Stylophyllum* Reuss emend. Frech
                  Stylophyllopsis Frech
                  Hexastraea nov. gen.
                  Cyathocoenia Duncan emend.

3. Systématique proposée par Vaughan et Wells, 1943 : 153-154
   Famille : Stylophyllidae
         Genres : *Stylophyllum* Reuss
                  Coccophylum Reuss
                  Oppelismilia Duncan (= *Stylophyllopsis* Frech = *Mollukkia* Javorski)
                  Protoheterastraea Wells, 1937
                  Lepidophyllia Duncan, 1868 (Lias)
                  Heterastraea Tomes, 1888 (Lias)
                  Meandrostylis Frech, 1890

Observation préliminaire sur la systématique proposée par Vaughan et Wells : Pour ces deux auteurs, les caractéristiques essentielles du sous-ordre des Faviida, dont font partie les Stylophyllidae, sont les suivantes : « Septes composés de un ou plusieurs

" fansystem " (systèmes divergents), de trabécules simples ou composés, laminaires et imperforés avec marges plus ou moins dentées. Dissépiments bien développés. Synapticules absents ».

Or, la diagnose de la famille des Stylophyllidae, toujours selon les mêmes auteurs, apporte les précisions suivantes :

« ... muraille épithécale, septes non laminaires plus ou moins exserts composés de trabécules simples ou composés, inclinés vers l'intérieur, réunis latéralement ou en épines granulées distinctes. »

On peut observer que deux éléments des diagnoses ci-dessus se révèlent peu cohérents :

— La structure septale laminaire imperforée est admise comme caractéristique importante du sous-ordre, alors que la famille qui lui est immédiatement subordonnée présente des septes non laminaires.

— Rien dans la suite de l'exposé de Vaughan et Wells ne démontre le caractère primitif des structures de type stylophyllide par rapport à l'architecture septale des Faviidae. Cette opinion apparaît fondée sur la seule position chronologique des genres étudiés, mais on conçoit mal comment les séries monoclinales dissociées des Stylophyllidae pourraient représenter une origine possible des éléments radiaires à un ou plusieurs systèmes divergents qui définissent les Faviidae au sens des auteurs américains.

4. Alloiteau, 1952 : 604

J. Alloiteau subdivise la famille des Stylophyllidae en fonction de la structure de la muraille des genres qu'il y intègre, mais de telle sorte que se trouvent rassemblés dans une des subdivisions (Stylophyllinae) la plupart des termes génériques cités jusqu'à présent. Se trouvent ainsi réunis :

Stylophyllum Reuss
Coccophyllum Reuss
Oppelismilia Duncan (= *Stylophyllopsis* Frech)
Protoheterastraea Wells
Lepidophyllia Duncan (Lias)
Heterastrea Tomes (Lias)

J. Alloiteau admet pour tous les Stylophyllinae une muraille de structure archéothécale. La réalisation de cette structure, dont le nom même suggère le caractère primitif du groupe où on l'observe, conduit J. Alloiteau à placer les Stylophyllinae dans un nouveau sous-ordre des Archaeocaeniida, où sont groupées des formes à particularités structurales très prononcées.

Conclusion

On vérifie donc que pour un groupe restreint, sur la composition duquel il n'existe pratiquement aucune ambiguïté, les opinions de deux auteurs contemporains sont tout à fait divergentes. Il est évident que seule une analyse structurale détaillée des polypiers rapportés à tous les taxons réunis ci-dessus permettra d'évaluer la validité de leur groupement ainsi que leurs affinités avec des ensembles déjà mieux connus.

Genre **STYLOPHYLLUM** Reuss, 1854

Espèce-type : *S. polyacanthum* Reuss, 1854 : 132, pl. XXI, fig. 1-3.

Bien que fondé sur un seul spécimen, le terme ne prête à aucune équivoque : la structure en planchers concaves superposés, traversés par des épines septales, est bien décrite dans le mémoire original. Abondamment retrouvé par la suite dans les marnes de Firscherwiese par Frech, ce genre n'en demeure pas moins très mal connu du point de vue microstructural, les observations de Frech n'apportant que très peu d'indications morphologiques complémentaires, et aucune notation sur la structure fine.

Rappel de la structure de l'espèce-type

Il s'agit de colonies de taille moyenne (jusqu'à 12-15 cm de diamètre), affectant une disposition cérioïde plus ou moins parfaite. Très fréquemment subsistent entre polypiers voisins d'importantes lacunes et, de toutes façons, même lorsque les contacts entre polypiérites sont étroits, les limites entre les calices demeurent distinctes.

Le caractère majeur de ces polypiérites est naturellement la totale absence d'éléments radiaires : la structure générale est schématisée par les figures 1, 2 et 3. Elle peut se réduire très simplement à une succession de planchers très concaves, emboîtés, confluant à la périphérie calicinale en une muraille compacte à partir de laquelle s'individualisent, en direction interne et distale, des épines septales très fortes. Celles-ci infléchissent leur direction très progressivement de telle sorte qu'elles sont subverticales au terme de leur croissance.

Les coupes tangentielles révèlent que la disposition des épines septales n'est pas désordonnée chez cette espèce, mais qu'une superposition verticale est réalisée au moins au niveau des points d'insertion (fig. 2). Naturellement, cet arrangement bien visible à la périphérie calicinale disparaît très rapidement à l'intérieur de la cavité générale par suite des disparités dans la croissance individuelle des épines (fig. 3).

Microstructure

L'observation microscopique montre que les épines septales compactes des *Stylophyllum* sont édifiées par la mise en place successive de couches bien individualisées de sclérenchyme fibreux. Cette disposition normalement inapparente extérieurement, surtout chez les petites formes, est parfois bien mise en évidence par la fossilisation. En coupe longitudinale, il apparaît que chacune des couches édifiant les épines septales a une structure continue : les fibrocristaux sont disposés normalement aux surfaces de séparation de chaque couche, et groupés en faisceaux convergents très aigus.

Il est particulièrement important de noter qu'au point d'insertion des épines septales les couches qui les édifient passent en continuité absolue à celles qui constituent les planchers et la muraille. Cette structure réalise exactement la définition de l'archéothèque selon J. Alloiteau.

Qui plus est, les coupes longitudinales générales dans les polypiérites montrent qu'il y a continuité entre les structures tabulaires concaves formant les fonds successifs de la cavité générale (planchers) et les éléments de la muraille.

Conclusion

Ces observations font apparaître que l'ensemble de la structure squelettique édifiée par les *Stylophyllum* peut être conçu comme une succession de lames sclérenchymateuses de forme générale fortement concave vers le haut, emboîtées de façon à entrer en contact par leurs bords distaux périphériques où elles forment une muraille compacte et dans lesquelles se différencient, par des inflexions en « doigt de gant » très accentuées vers le haut, les structures épineuses caractéristiques du groupe. Cette interprétation de la structure des épines septales est confirmée par le fait que, chez certains échantillons, une cavité remplie de calcite claire existe, très nettement individualisée au centre de chaque épine. Ce vide originel correspond à la section d'un canal longitudinal axial qui n'est autre qu'un espace laissé libre lors de la formation de l'épine septale ; il est limité par une surface qui est homologue de la face inférieure des tabulae et en continuité avec elle.

Ces caractères apparaissent sur la figure 4.

Différentes espèces distinguées par Frech, 1890, et Volz, 1896

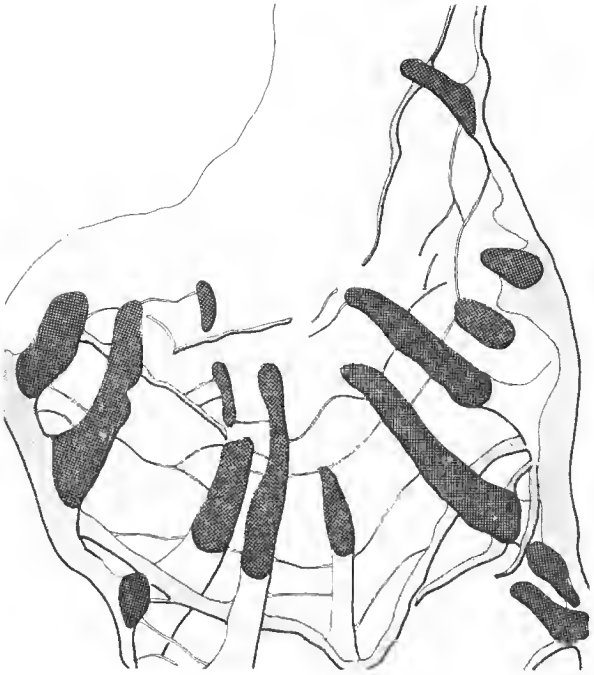
Initialement réduit à sa seule espèce-type, *Stylophyllum polyacanthum*, le genre *Stylophyllum* fut utilisé par Frech pour le classement de plusieurs formes abondantes dans les marnes de Zlambach. Outre l'espèce-type, également présente à Fischerwiese, Frech fut amené à distinguer *S. paradoxum*, *S. pygmaeum* et *S. tenuispinum*.

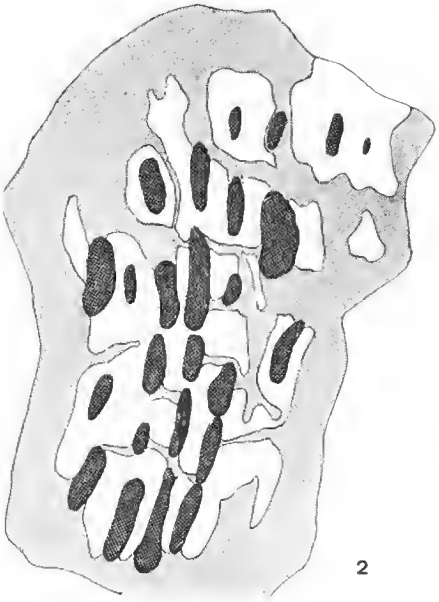
De plus, pour la première fois, l'abondance du matériel recueilli permettait d'envisager un premier essai d'évaluation de la variabilité morphologique à l'intérieur de chacun de ces taxons. Cette tentative, limitée dans le travail de Frech à la présentation d'un certain nombre de figurations correspondant à des morphotypes intéressants, est reprise ci-dessous à l'aide d'un matériel entièrement nouveau, récolté à Fischerwiese même.

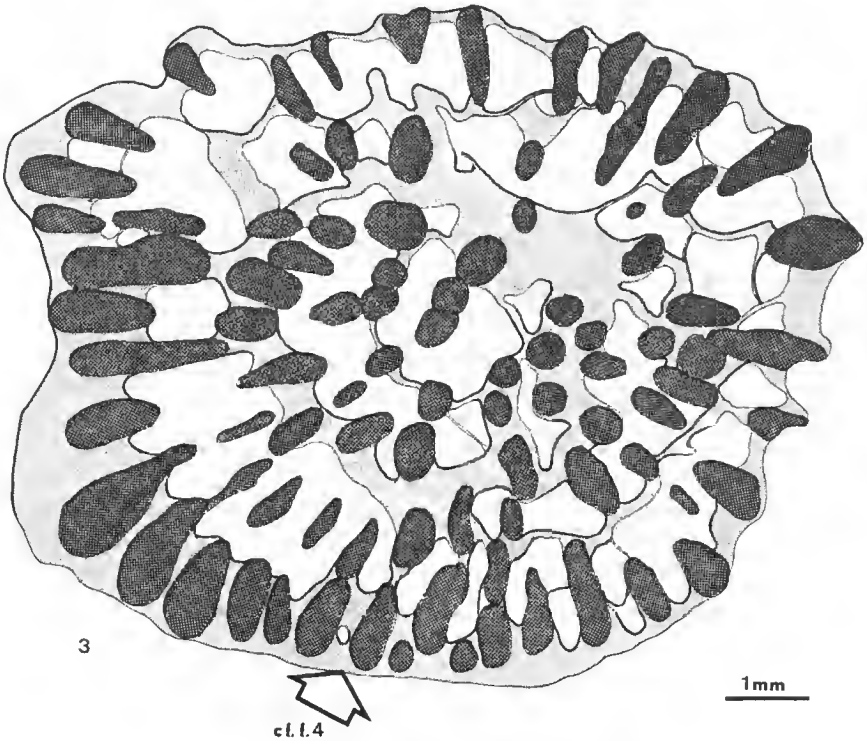
Stylophyllum polyacanthum Reuss, 1854

Assez paradoxalement, l'espèce n'apparaît dans le travail de Frech qu'à la fin du chapitre consacré au genre *Stylophyllum*, de sorte que lorsque Frech dégage les caractères spécifiques de *S. polyacanthum*, il les établit à partir de ceux de *S. paradoxum* qu'il considère visiblement comme plus « représentatif » des caractères génériques.

Quoi qu'on puisse penser d'un tel procédé, les indications d'ordre spécifique adoptées par Frech pour *S. polyacanthum* consistent, en premier lieu, à noter la formation d'édifices coloniaux, ensuite en remarques sur la morphologie des épines septales et de l'endothèque. Pour chacune de ces notations d'ailleurs, Frech insiste plus sur la ressemblance entre les polypiérites de l'espèce en question et les échantillons de *S. paradoxum* que sur les éléments différentiels entre ces deux formes.


1


2


3
1mm
cf. f.4

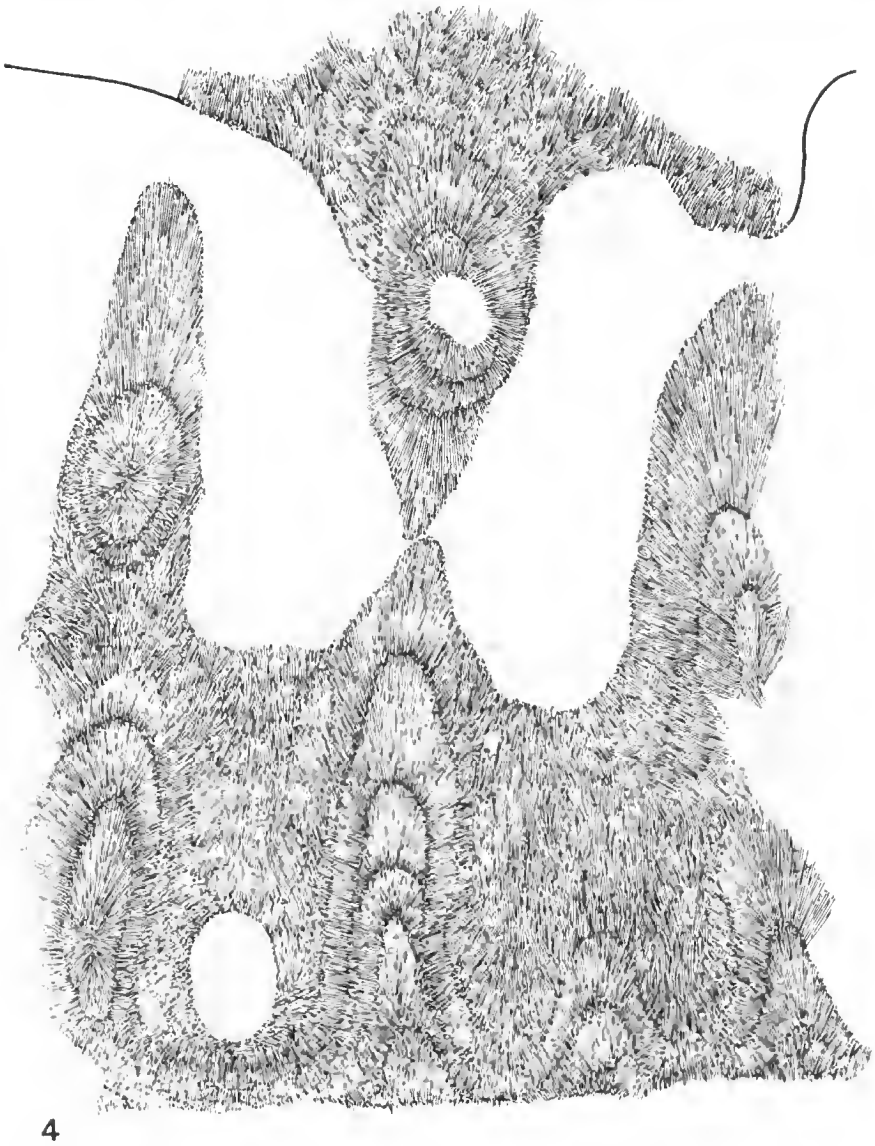


Fig. 1 à 3. — Schémas de coupes de *Stylophyllum polyacanthum*.

1. Coupe longitudinale sagittale : trajet des épines septales. Concavité des planchers.
2. Coupe longitudinale tangentielle : disposition linéaire des points d'insertion des épines septales successives.
3. Coupe transversale : absence d'arrangement radiaire des épines septales dans la cavité générale. Coupe des planchers emboîtés.

Fig. 4. — Histologie de *S. polyacanthum* : fragment de la fig. 3 (flèche).
Structure des épines septales ; continuité histologique entre les épines septales et la muraille (G. : 60 ×).

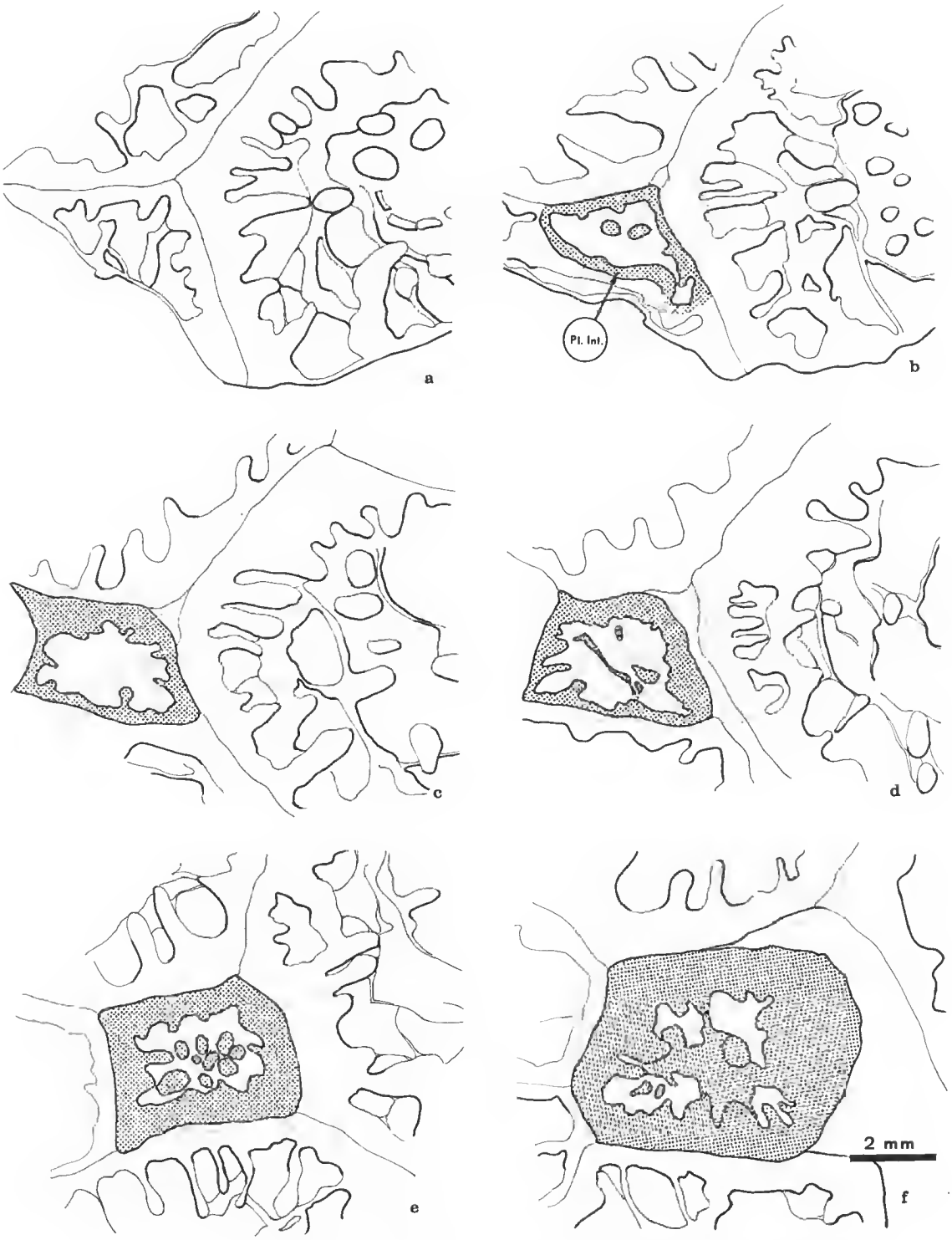


Fig. 5. — Gemnation péricalinale chez *Stylophyllum polyacanthum*. Sections sériées.

Modalités de croissance et de gemnation des polypiérites de *S. polyacanthum*

L'accroissement des dimensions des sections transversales des polypiérites est très inférieur à la croissance longitudinale mais, par contre, il se poursuit très régulièrement jusqu'au terme de l'existence du polype. Une section transversale passe ainsi de 5 à 13 mm sur une longueur de 29 mm. La valeur du rapport ainsi obtenu (croissance longitudinale/croissance transversale = 3,5) correspond à des polypiérites en cônes aigus plus ou moins déformés par leur voisinage mutuel.

L'étude de la gemnation par sections sériées montre d'ailleurs que cette disposition est constante tout au long de l'ontogenèse : une série de 15 sections dont quelques-unes sont figurées (fig. 5), distantes de 0,7 à 0,8 mm, voit la dimension maximale du polypiérite considéré passer de 3,3 à 8,1 mm pour une distance de 12 mm environ.

Le bourgeonnement est assez peu fréquent : on observe couramment des croissances en longueur de 20 à 25 mm sans aucune trace d'apparition de polypiérite secondaire, cette phase de croissance représentant pourtant une part importante de la durée totale de vie du polype. Ce taux relativement bas de la reproduction végétative explique les très fréquentes lacunes existant entre les polypiérites voisins d'une même colonie.

Lorsque le phénomène de gemnation se produit, il a toujours lieu à l'extrême périphérie de la cavité générale du polypiérite. Il se manifeste, au niveau des éléments squelettiques, par la formation d'une lacune entre deux lames concaves successives. Rappelons que c'est le contact de ces lames à leur bord périphérique qui réalise la structure thécale : lorsqu'il y a gemnation en un point donné de la bordure calicinale, le plancher le plus récent (donc en position interne), au lieu de s'appliquer étroitement contre le plancher précédent, en est maintenu éloigné. La portion de lame calcaire ainsi isolée va donc servir de muraille à la fois pour la partie axiale du calice dont provient le bourgeon et pour la cavité secondaire, amorce de la cavité générale du polypiérite résultant de la gemnation. Les épines septales vont immédiatement s'y différencier, sans qu'il ait été possible, au cours de cette étude, de mettre en évidence un ordre dans leur apparition.

Morphologie des épines septales et de l'endothèque

Dans la très grande majorité des échantillons de Fischerwiese réunis sous le nom de *S. polyacanthum*, les structures squelettiques présentent une remarquable légèreté. Les épines septales sont fines, les planchers endothécaux minces, de même que la muraille qui résulte de leur réunion (fig. 6 et 7). Sur les sections transversales, les coupes des épines septales, plus ou moins elliptiques selon la position du plan de coupe par rapport à leur origine, ont une épaisseur de 450 à 700 μ, les murailles accolées de deux polypiérites jointifs ne dépassant que rarement 1,2 à 1,5 mm d'épaisseur totale.

Telles quelles ces notations correspondent aux critères spécifiques au sens habituel et, ici en particulier, à la définition de l'espèce selon Frech. On sait pourtant que la mise en place des éléments structuraux subit de façon considérable l'influence de facteurs écologiques ; M. Lecompte en a donné une bonne illustration à propos de formes dévoniennes dans un récif des Ardennes.

Or, il existe dans la faune de Fischerwiese des spécimens qui, tout en présentant des caractères analogues à ceux relevés jusqu'ici pour *S. polyacanthum*, s'en différencient par

un considérable épaississement des structures murales et thécales (cf. fig. 8). Corrélativement, on observe une réduction du rôle des épines septales dans l'édification du squelette qui, localement, peut apparaître comme une stéréozone tabulaire. Le rapprochement entre ces faits et une influence écologique éventuelle reste conjectural car les caractères du gisement de Fischerwiese ne permettent pas d'établir un rapport entre les morphotypes en question

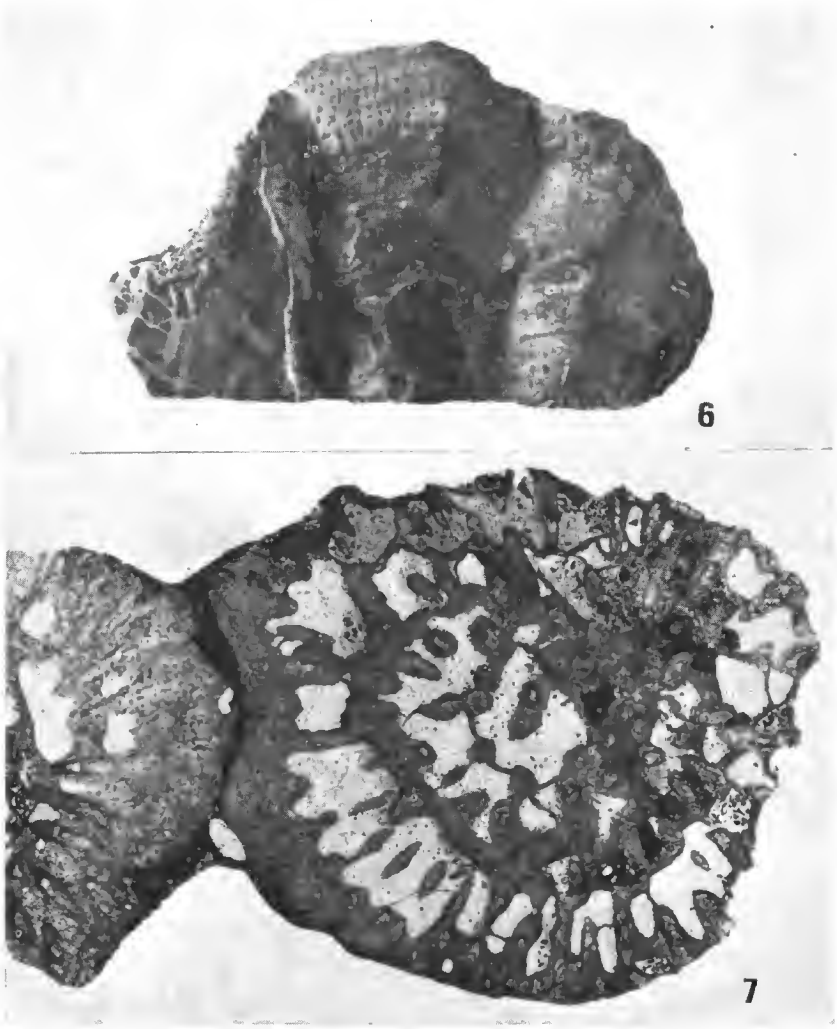


Fig. 6. — Trois polypiérites jointifs de *Stylophyllum polyacanthum*.
Noter sur le polypiérite au centre, légèrement erodé, la disposition linéaire des points d'insertion des épines septales. Le polypiérite de gauche, en section sagittale, montre l'emboîtement des tabulae et le tracé courbe des épines septales (G. : 2,5 ×).

Fig. 7. — Section transversale d'un polypiérite de *Stylophyllum polyacanthum*.
L'aspect elliptique des sections des épines septales à la périphérie du calice et leur aspect circulaire au centre correspondent à leur variation d'inclinaison au cours de leur croissance (G. : 8 ×).

et leur position dans l'ensemble récifal d'où ils proviennent. Néanmoins, la répétition de telles observations à propos d'autres espèces (cf. p. 223) suggère que cette interprétation constitue, au moins en première approximation, une hypothèse plus plausible que la multiplication de termes spécifiques plus ou moins bien différenciés.

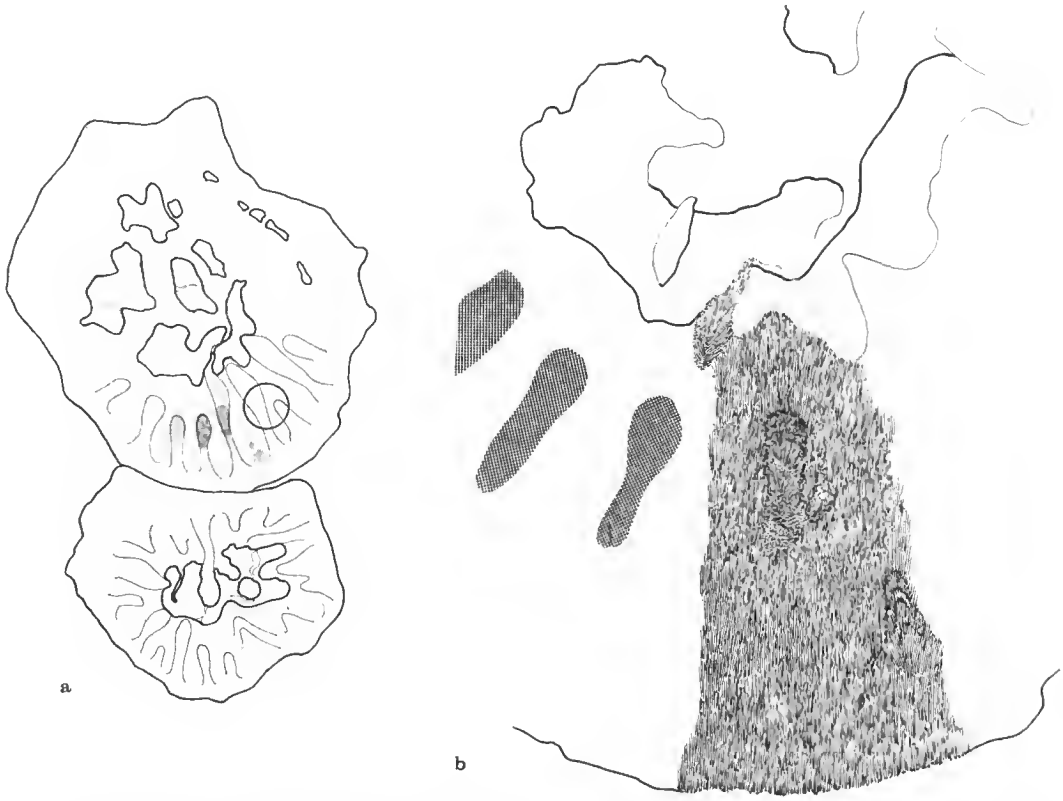


Fig. 8. — *Stylophyllum* cf. *polyacanthum*. a, schéma de coupes transversales dans deux polypiérites jointifs ; b, histologie de la muraille et des épines septales : noter le faible rôle de ces dernières dans l'édification de la structure thécale (G. : 35 ×).

Stylophyllum paradoxum Frech, 1890
(p. 45, pl. XIV, fig. 1-24 et pl. XV, fig. 12)

Rappel de la diagnose originale

« ... Extérieurement subcylindrique ; souvent les jeunes exemplaires ont un développement presque uniquement horizontal. En règle générale on ne trouve que des individus solitaires. Il n'y a pas individualisation de septes véritables... Les épines septales qui varient beaucoup en fonction

de la taille, sont rectilignes, dirigées vers l'intérieur et le haut. La muraille est assez fortement développée, sillonnée de rides concentriques très visibles.

« La dépression calicinale est presque plan-concave, exceptionnellement apparaissent des planchers convexes ».

A l'inverse du procédé employé par FRECH (cf. p. 16), c'est à partir de l'espèce précédente qu'il convient de vérifier la validité des caractères de niveau spécifique proposés pour *S. paradoxum*.

Compléments à la description de l'espèce

L'examen de la faune recueillie à Fischerwiese montre qu'effectivement la très grande majorité des spécimens est solitaire. Lorsque des groupements polycentriques sont observés, leur analyse par sections sériées montre qu'il n'y a pas continuité structurale entre les polypiérites voisins ; il s'agit donc du développement de planulas fixées accidentellement sur un polypier de même espèce. (On rencontre naturellement aussi des associations hétérogènes.)

Modalité de croissance

Il a été possible de mettre en évidence, à propos de *S. polyacanthum*, un caractère de croissance très lente mais très régulièrement continue. Avec l'espèce en question, au contraire, l'édification du squelette débute par une phase de très rapide augmentation du diamètre

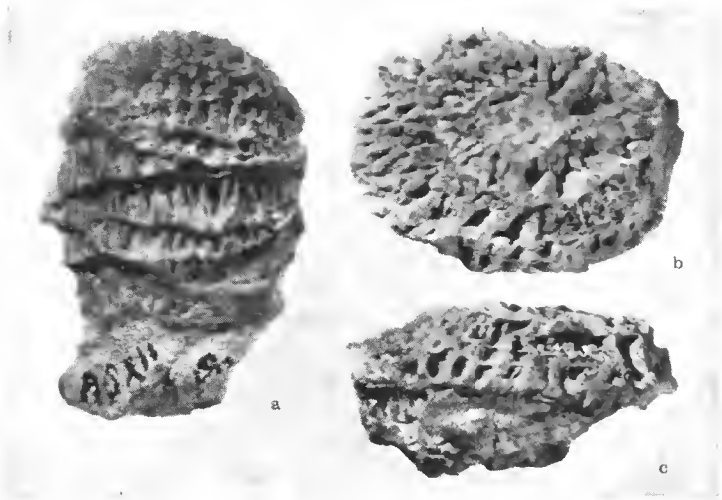


FIG. 9. — a, *Stylophyllum polyacanthum* : original de FRECH (conservé à la Bayer. Staatss, n° As XII 90 ; figuré *in* FRECH, pl. XIV, fig. 21). Comparer avec le topotype figuré en figure 10 (G. : 1,2 ×).
b, et c, *Stylophyllum tenuispinum* : également original de FRECH (Bayer. St. n° As XII 101) : b, face sup. ; c, vue latérale (G. : 1,2 ×). Compte tenu de la variabilité de l'espèce *S. paradoxum*, telle qu'elle est actuellement définie, les caractéristiques de ce spécimen ne permettent pas de le différencier.

qui passe couramment de 5 à 25 mm dans les 8 à 10 premiers millimètres de la croissance verticale. Le rapport calculé pour l'espèce précédente (croissance en longueur/croissance en diamètre) qui atteignait 3,5 est donc ici très inférieur à l'unité.

A cette première phase succède une période durant laquelle la croissance verticale subsiste seule, donnant au polypier une morphologie cylindrique (cf. fig. 9 a, original de Frech). Cette période peut être beaucoup plus longue que la précédente (3 à 4 cm) mais il est rare qu'elle se déroule aussi régulièrement que pour l'échantillon figuré (fig. 10 a et b), recueilli également à Fischerwiese.

En effet, de très fréquentes et importantes traces de réjuvénescence donnent en général à ces polypiers des formes très irrégulières. Les conditions écologiques variables auxquelles sont très probablement liés ces phénomènes de réjuvénescence trouvent une autre manifestation dans les modalités d'édification des épines septales (cf. p. 230).

Si l'on considère comme « normal » le type de croissance régulière que l'on observe chez les deux échantillons de référence ci-dessus (chez lesquels la régularité des structures

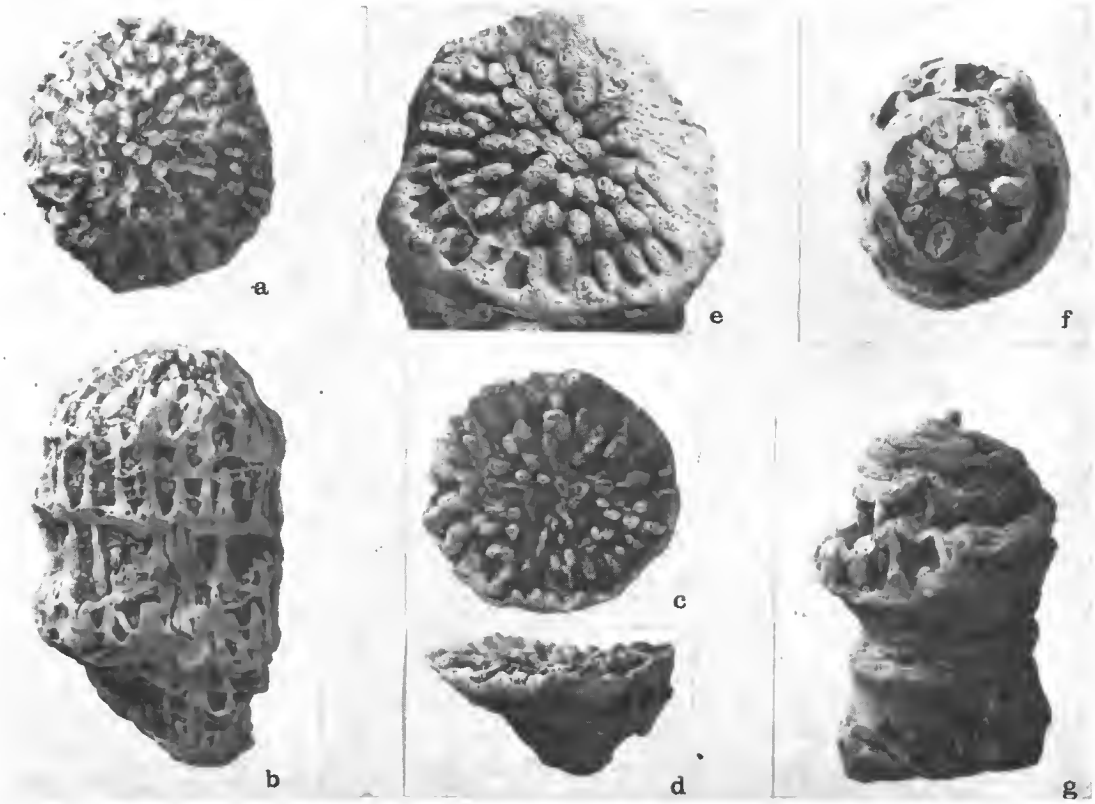


Fig. 10. — *Stylophyllum polyacanthum*. Spécimen de Fischerwiese. a et b, spécimen à croissance régulière (comparer avec la figure 9a) original de Frech) ; c et d, spécimen ne comportant que la phase initiale de croissance : prédominance de l'accroissement en diamètre ; e, spécimen où l'abrasion met en évidence la structure polystratifiée des épines septales ; f et g, morphotype caractérisé par l'extrême développement des structures squelettiques : planchers très épais, épines septales rares et très fortes (G. 1,2 ×).

implique un minimum d'influence des facteurs extérieurs), le polypier apparaît comme une succession verticale de planchers très épais, à peu près plans ou très légèrement concaves vers le haut. Leurs bords périphériques forment à l'extérieur autant de bourrelets grossièrement parallèles. Sur ces planchers et perpendiculairement à leur surface s'élèvent de très fortes épines septales qui ne présentent pas, comme c'était le cas pour l'espèce précédente, un alignement vertical très caractérisé.

Autre élément différentiel, la morphologie des planchers conduit à la réalisation d'une structure parfaitement observable dans la phase de croissance rectiligne des polypiers ; les planchers successifs, complètement séparés les uns des autres, reposent sur les pointes des épines septales émises par les lames tabulaires qui les précèdent. L'observation détaillée montre que ce principe peut être étendu à l'ensemble de la structure du polypier (fig. 11) ; les épines septales sont formées de couches superposées en continuité absolue avec les feuillets jointifs constituant les planchers principaux ou, le cas échéant, avec telle ou telle lame sclérenchymateuse constituant alors un dissépiment.

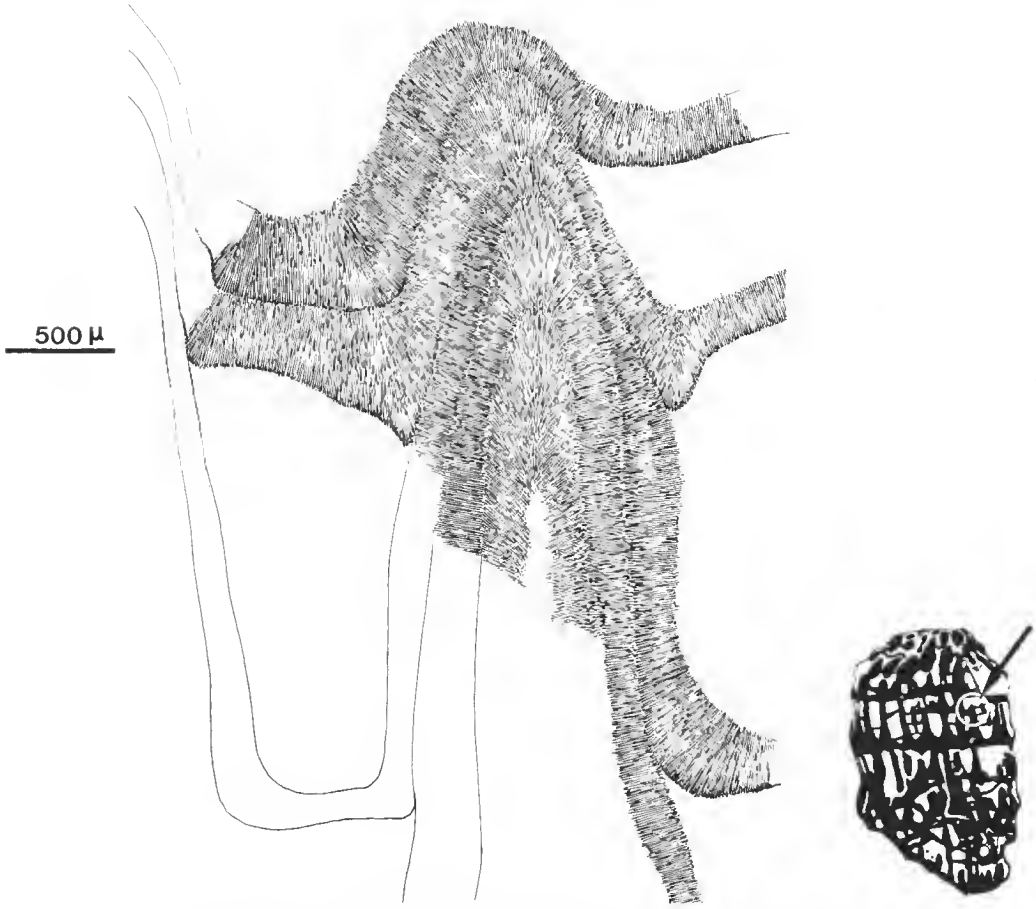


Fig. 11. — Continuité histologique entre les épines septales et la structure thécale.

Dans la partie apicale des polypiers, le principe de construction reste identique, mais la lenteur de la croissance verticale est telle que les bords périphériques des structures tabulaires entrent en contact, édifiant alors une muraille continue.

Variabilité des modalités de croissance

En réalité les spécimens à croissance régulière prolongée sont extrêmement rares et, beaucoup plus fréquemment, ceux que l'on recueille s'en distinguent par les points suivants :

— Échantillons limités à la première période de croissance (fig. 10 c et d)

Dans ce cas, assez fréquent, le polypier est réduit à sa phase initiale. Il se présente donc comme un cône asymétrique peu élevé, à angle au sommet très ouvert (100 à 110°). Parfois, un ou deux planchers bien distincts représentent les premiers stades de la croissance verticale, précocement interrompue.

— Réjuvénescence

Les réductions du diamètre calicinal par lesquelles se manifestent les périodes défavorables survenues au cours de la croissance n'introduisent pas, en général, de modification dans la force ni la densité des épines septales. Elles ne marquent donc, vraisemblablement, qu'un phénomène passager, mais non une véritable réadaptation du polype à des conditions écologiques différentes.

— Variabilité de l'importance relative des épines septales

C'est le plus important facteur de variabilité, et son étude est d'un abord malaisé. Les variations qui peuvent affecter les épines septales sont en effet multiples, et les paramètres par lesquels on peut tenter de les analyser doivent tenir compte des éléments suivants :
— nombre des épines par section qui doit être naturellement rapporté aux diamètres de celles-ci ;
— diamètre moyen des épines, qui doit être calculé sur les mesures des plus petits axes des sections de chacune d'elles pour éliminer l'influence de l'obliquité du plan de coupe ;
— volume de l'ensemble des épines septales par rapport à celui de la cavité générale.

On peut constater, en premier lieu, que pour un polypier donné les « caractères » qui le définissent restent invariables tout au long de l'ontogenèse, et qu'en outre il existe une très nette corrélation entre les éléments structuraux d'un même polypier. Ainsi, aux formes à planchers largement espacés, nettement distincts les uns des autres, correspondent des épines septales hautes, minces, formant un ensemble squelettique très allégé (fig. 10 a, b). A l'autre extrême, on met facilement en évidence des spécimens à test épais, dont les épines septales peu nombreuses mais extrêmement fortes édifient une stéréozone parfaitement compacte (fig. 10 f et g).

L'échantillonnage réduit au gisement de Fischerwiese ne permet pas actuellement d'aborder une étude biométrique significative ; toutefois, il n'est pas dépourvu d'intérêt de noter que sur les 35 spécimens suffisamment bien conservés on constate :

— une densité des épines septales pouvant varier de 1,1 à 4,3 par millimètre de diamètre ;
— un diamètre des épines septales allant de 540 μ à 2,1 mm ;
— des structures internes dans lesquelles les épines septales peuvent occuper la totalité de la cavité générale ou n'en représenter que la moitié.

Il importe également de remarquer à nouveau, à propos de la distinction dans l'échantillonnage réuni sous ce terme spécifique de deux ensembles centrés sur les morphotypes 10 a-b et 10 f-g, qu'une différenciation correspondante a été signalée à propos de l'espèce précédente. Elle portait sur les mêmes caractères, légèreté ou massivité du squelette, et l'hypothèse d'une influence écologique trouve dans cette différenciation parallèle un argument non négligeable. (Ces caractères de solidité du test suggèrent évidemment, en premier lieu, une adaptation à une plus ou moins grande turbulence du milieu.)

En outre, cette correspondance des morphotypes incite également à ne pas multiplier les termes spécifiques utilisés pour la description de ces faunes.

Stylophyllum tenuispinum Frech, 1890
(p. 55, pl. XIV, fig. 28)

Fondée sur quatre échantillons, dont un seul figuré, l'espèce ne se distingue, selon son auteur, que par « la plus grande finesse des dissépiments et surtout par le plus faible diamètre des épines septales ».

Il existe dans la collection de Munich deux spécimens signalés « Originaux de Frech », AS XII 101 (cf. fig. 9 b, c) et AS XII 105, dont les caractères ne s'accordent nullement avec les indications ci-dessus. Au contraire, tant par leur morphologie générale que par le diamètre de leurs épines septales, ils prennent parfaitement place dans les variations définies à propos de *S. paradoxum*. En l'absence de tout document à leur sujet, il est impossible de les attribuer avec certitude au groupe d'échantillon sur lequel est fondé le terme en question.

En outre, bien que Frech ait lui-même souligné la variabilité morphologique de *S. paradoxum*, les figurations qu'il donne ne s'écartent qu'assez peu du « type moyen », alors que le diamètre des épines septales est précisément le caractère susceptible des variations les plus considérables (dans le rapport 1 à 4 sur les spécimens nouvellement recueillis).

Compte tenu de ces remarques et des indications fournies ci-dessus par l'étude de l'espèce précédente, il semble que le maintien du terme *S. tenuispinum* au rang spécifique n'est pas souhaitable. Au contraire, son isolement prématuré risque de fausser l'analyse des rapports entre les divers morphotypes que nous avons tenté d'isoler au chapitre précédent.

Stylophyllum pygmaeum Frech, 1890
(p. 56)

Diagnose originale

« L'espèce se distingue du *S. paradoxum* par sa taille beaucoup plus faible (diamètre 5 à 7 mm, rarement 10 à 11 mm), le bourgeonnement relativement fréquent ainsi que la régularité des dissépiments et la réunion des épines en septes. Des formes de transition telles qu'il en existe entre *S. paradoxum* et *S. tenuispinum* ne sont pas connues.

Un certain dimorphisme s'observe en corrélation avec le bourgeonnement et la morphologie externe. On peut séparer des polypiers coniques courts, de diamètre un peu supérieur (10-11 mm) et de plus longs, cylindriques, de diamètre moindre. Sur les polypiers cératiformes on observe deux fois seulement des traces de gemmation. »

Observations

Il est incontestable que l'on recueille fréquemment dans les couches de Zlambach des Stylophyllidae de petite taille, que l'on peut envisager de réunir. Néanmoins, la seule lecture du chapitre que Frech consacre à ce groupe montre bien qu'il en avait lui-même ressenti l'hétérogénéité puisqu'il sépare les formes à gemnation et celles qui en sont normalement dépourvues ou propose une subdivision possible entre elles.

Formes dendroïdes. En se reportant à la recherche des caractères de l'espèce-type du genre, on ne peut manquer de faire un rapprochement entre la morphologie des polypiérites de *S. polyacanthum* en phase jeune et celle de certains représentants de la nouvelle espèce créée par Frech. Nous avons remarqué, en effet, le caractère très lent de la croissance en diamètre chez *S. polyacanthum*, et aussi le fait que chez cette espèce la gemnation se

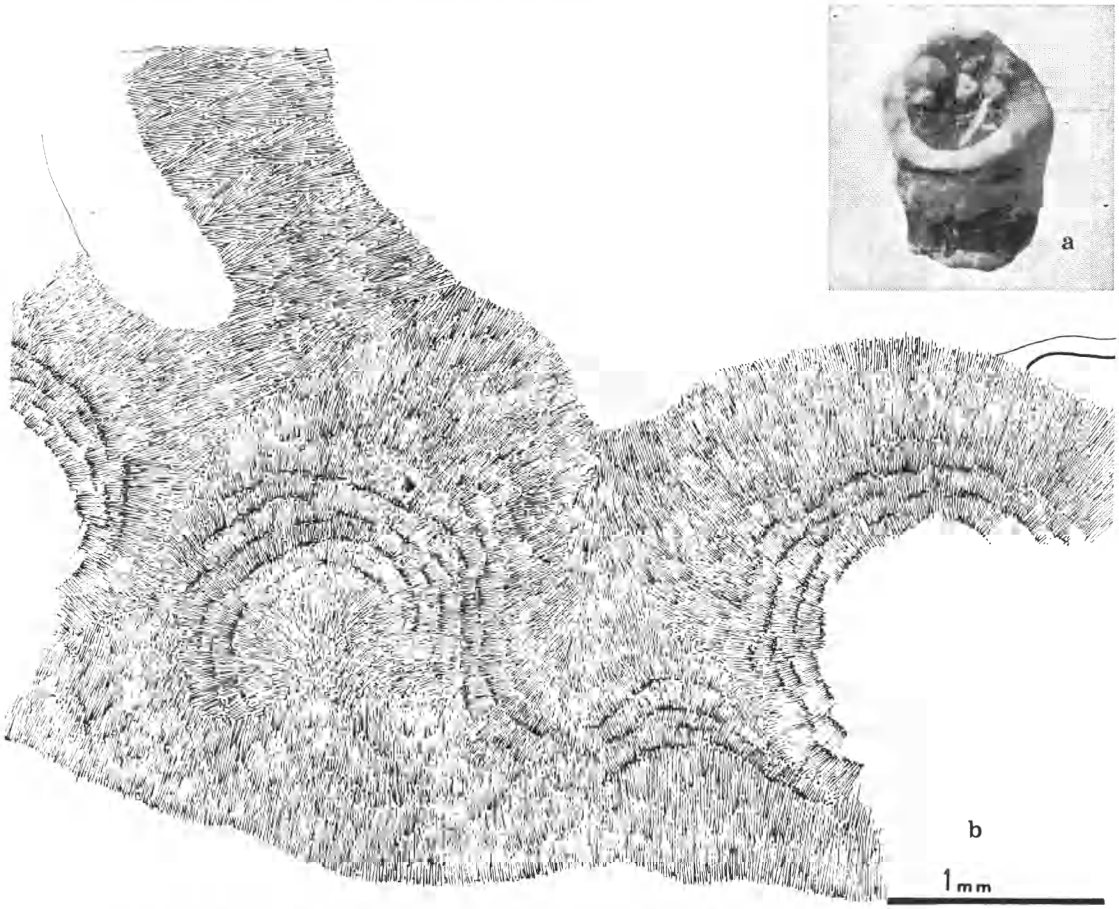


Fig. 12. — *Stylophyllum pygmaeum*. a, morphotype à structure thécale très épaisse et à épines septales rares (Gr. nat.) ; b, microstructure de la paroi thécale : elle doit son épaisseur à la présence d'épines septales fortes et jointives, ne se dégageant vers l'intérieur que très lentement.

produit surtout dans la première partie du développement, alors que les polypiérites ont encore un diamètre relativement faible : entre 6 et 10 mm.

Par ailleurs, toutes les structures internes (tabulae concaves vers le haut, emboîtées de façon à former une muraille continue, épines septales relativement fines, d'abord inclinées puis redressées vers l'axe) concordent avec les éléments correspondants de l'espèce-type du genre.

Une fois encore, les caractéristiques du gisement de Fischerwiese accentuent la difficulté d'une interprétation de ces spécimens, en limitant le contrôle d'une hypothèse aux renseignements tirés des seuls échantillons, en dehors de leur milieu. Néanmoins, la similitude relevée ci-dessus est trop nette pour qu'on ne puisse suggérer qu'une partie des échantillons groupés sous le nom de *S. pygmaeum* ne soient des fragments détachés de colonies de *S. polyacanthum* dans leur phase de gemnation, et n'ayant pas de ce fait atteint leur morphologie définitive.

Quant aux petites formes solitaires, leur variabilité est elle-même considérable : les figures 12 et 13 en donnent quelques exemples.

Sur la figure 12 a, la section transversale d'un de ces polypiers se distingue par l'énorme épaisseur de la structure thécale, équivalente à la moitié du rayon du polypiérite. A l'intérieur de cette épaisse muraille, les épines septales sont rares et ne se dégagent que lentement de sorte que sur chaque coupe on n'observe que trois ou quatre sections d'épines extrêmement fortes (fig. 12 b).

Les échantillons de la figure 13 a, par contre, ainsi que la figure 13 b qui s'y rapporte, montrent des polypiers à structure thécale mince, à épines septales nombreuses et fines.

On peut donc établir un parallèle satisfaisant entre ces variations et celles qui affectaient *S. polyacanthum* et *S. paradoxum* (cf. p. 221 et 227), de sorte que l'interprétation de ces petits spécimens peut relever de l'une des deux hypothèses suivantes :

— Si ces petites formes dans leur ensemble sont considérées comme les représentantes d'une espèce distincte de *S. paradoxum*, on peut suggérer que les variations morphologiques et structurales qui les affectent résultent de conditions écologiques comparables à celles qui déterminaient les morphotypes correspondants observés chez *S. paradoxum*.

— Par contre, si l'on admet qu'elles représentent un ensemble à inclure dans les limites du terme *S. paradoxum* lui-même, il reste à expliquer la différence des tailles et des morphologies apicales. L'hypothèse de formes jeunes de *S. paradoxum* semble pouvoir être écartée par le fait que sur les spécimens bien développés de cette espèce on n'observe jamais la morphologie cératoïde de l'apex qui est présente chez tous les échantillons intacts de *S. Pygmaeum*.

Une observation réalisée sur des espèces actuelles (*Caryophyllia smithi* en particulier), par Best (1968) et Zybrowius (1971), prouve que chez cette espèce la morphologie est en rapport direct avec la consistance du substrat sur lequel se développe la planula. A un substratum dur correspondent les apex à base large tandis que sur les fonds meubles, la même espèce édifie des polypiers à apex cératiformes.

La différence de taille, par contre, reste un élément qu'il paraît difficile de réduire à une simple influence écologique. En effet, l'hypothèse d'un milieu de développement « peu favorable » ne peut suffire puisque les variations de structures observées témoignent de

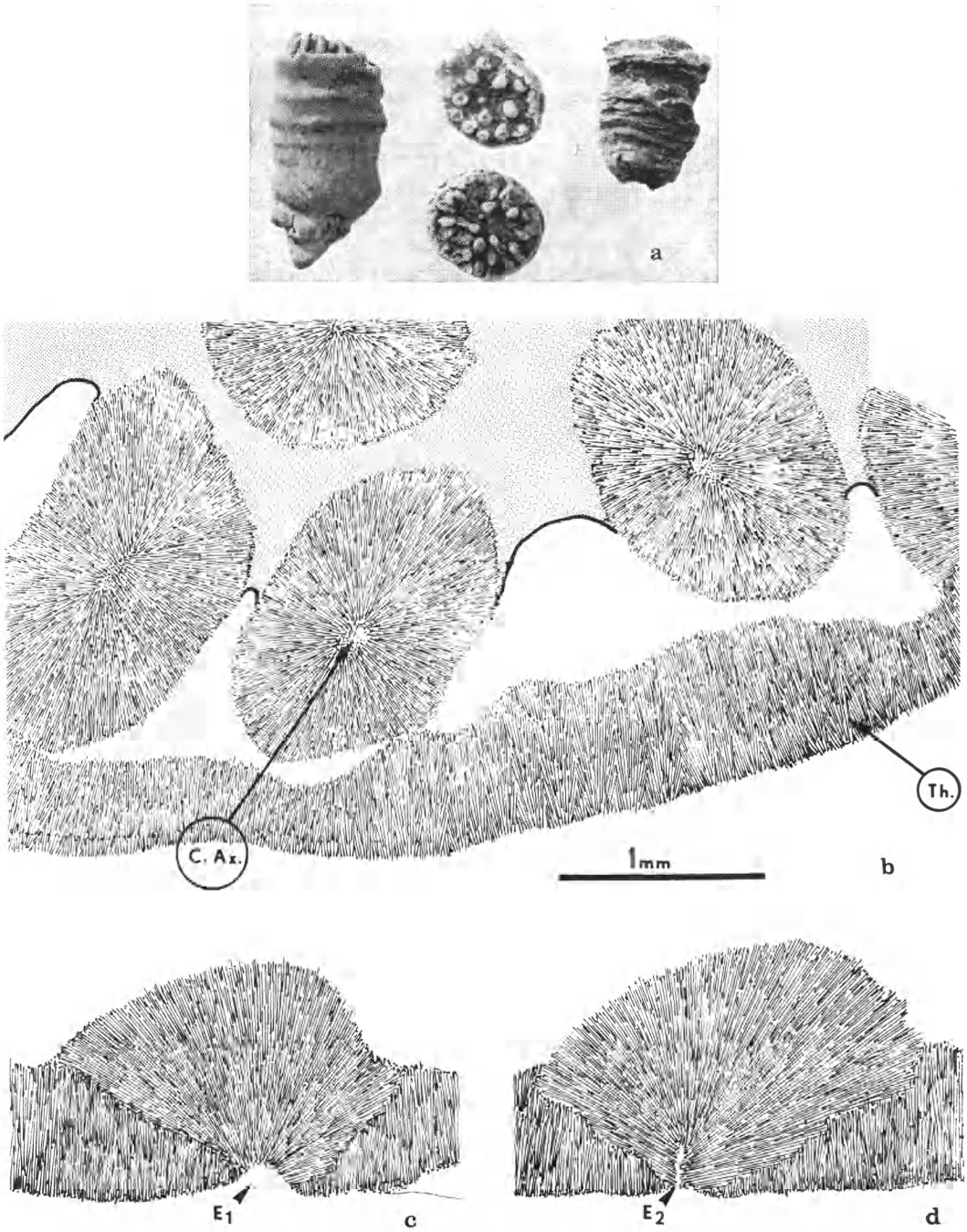


FIG. 13. — a, *Stylophyllum pygmaeum* : morphotype à thèque mince, épines septales nombreuses et fines (G. : 1,5 ×) ; b, microstructure de la thèque (Th.) et des épines septales périphériques (C. Ax. : cavité axiale) ; c et d, isolement progressif d'une épine septale à partir de la structure thécale (E1-E2 : ébauches de la cavité axiale).

conditions biologiques très diverses. D'autre part, on observerait certainement, dans le cas de milieux différents correspondant à chacune des deux formes, une série relativement continue d'intermédiaires entre les spécimens de petite taille et leurs correspondants bien développés. Or, FRECH a justement signalé cette absence, et les récoltes nouvelles n'ont pas permis de combler cette lacune.

En l'absence de données véritablement contradictoires, il semble donc possible de conserver le terme *S. pygmaeum*, à condition d'en limiter l'emploi à la désignation des formes simples.

Observations complémentaires sur la formation des épines septales

Les sections sériées dans les spécimens de *S. pygmaeum* mettent bien en évidence les modalités de formation des épines septales, en particulier dans les formes à test mince.

Les épines septales s'individualisent à partir d'un point d'inflexion de la membrane basale qui prend une forme convexe vers le haut. Les fibro-cristaux mis en place normalement à la vésicule ainsi formée prennent donc une disposition convergente en « centre de calcification » (fig. 13 c et d). C'est à ce moment que se forme éventuellement l'amorce de la cavité axiale signalée précédemment, lorsque les fibro-cristaux ne se rejoignent pas au centre mais y laissent une lacune comblée ultérieurement par de la calcite cristalline.

En coupe transversale, la suite de ce processus apparaît également : la vésicule convexe dont nous avons vu la trace poursuit son évolution vers la morphologie en « doigt de gant », en s'écartant progressivement des régions périphériques du calice. Les coupes perpendiculaires à l'axe montrent donc, de mieux en mieux individualisées, les sections successives des épines styliformes qui finissent par apparaître complètement indépendantes de la lame périphérique lorsque le plan de coupe est suffisamment éloigné de leur origine.

Stylophyllum praenuntians Volz, 1896
(p. 87, pl. XI, fig. 1-4)

Cette espèce a été créée par VOLZ sur un seul échantillon originaire de Valparola, près de Saint-Cassian.

Il s'agit d'un polypier apparemment solitaire, dont la cavité générale montre une dissociation de l'appareil septal sous forme de fines trabécules isolées. La surface polie pratiquée sur l'échantillon original (conservé à la Bayerrische Staatssammlung de Munich sous le nº AS I-662) montre qu'à partir d'une muraille d'épaisseur moyenne de 1,2 mm se détachent des éléments radiaires minces et parfaitement rectilignes. Leur section, en général très linément cunéiforme, présente des renflements elliptiques irrégulièrement disposés entre la muraille et le bord septal interne, ce qui donne fréquemment à ces septes un aspect rhopaloïde net. En avant de presque tous les éléments radiaires, donc en direction axiale, on observe les sections de nombreuses trabécules isolées, très largement séparées les unes des autres. Elles sont fortement elliptiques dans la région moyenne de la cavité calicinale et deviennent progressivement circulaires vers l'axe du polypier, ce qui prouve leur courbure vers le haut.

L'endothèque est formée de planchers bien définis, probablement plans ou légèrement plans-convexes.

La conservation de l'original n'est malheureusement pas favorable à une étude histologique précise. Une lame mince pratiquée sur un fragment de l'échantillon en question permet néanmoins de montrer les sections obliques des trabécules dans l'épaisseur de la muraille, celle-ci étant renforcée par un dépôt de sclérenchyme endothécal qui la régularise.

Position générique de ce type structural

La morphologie et la microstructure apparentes sur le spécimen-type de *Stylophyllum praenuntians* révèlent l'absence des éléments structuraux caractéristiques du genre *Stylophyllum*, en particulier la continuité histologique entre les épines septales et les planchers endothécaux. En outre, la structure de ces épines septales associées en éléments radiaires bien individualisés sur la plus grande partie de leur cours ne correspond pas à l'organisation de type dissocié qui est la caractéristique commune de tous les spécimens examinés jusqu'à présent.

Les observations réalisées à propos du terme générique Stylophyllopsis font apparaître que le classement de l'espèce en question dans ce genre semble plus justifié (cf. p. 254).

Caractéristiques microstructurales du genre *Stylophyllum*

Les polypiers réunis dans le genre *Stylophyllum* sont caractérisés par la continuité histologique qui existe entre tous leurs éléments structuraux : muraille, épines septales et tabulae endothécaux. Cette continuité est d'autant plus manifeste qu'il y a similitude histologique entre les couches fibreuses superposées qui édifient les différentes parties du polypier.

L'examen des diverses formes présentes dans les couches de Zlambach confère une valeur générale aux conclusions tirées de l'étude de *S. polyacanthum* : l'ensemble du polypier résulte, dans ce genre, de la mise en place répétée de lames fibreuses plus ou moins concaves, dans lesquelles des inflexions en « doigts de gant » forment des épines isolées.

Lorsque ces lames fibreuses sont fortement concaves vers le haut, leurs bordures périphériques entrent en contact pour former une muraille continue polystratifiée, telle qu'on l'observe chez *S. polyacanthum*. Dans ce cas, les épines septales, qui sont perpendiculaires en leur point d'insertion aux couches fibreuses dont elles sont issues, ont un tracé fortement infléchi vers le haut et ne sont verticales que dans l'axe du lumen.

Chez les formes dont les planchers sont moins concaves, et parfois presque plans comme *S. paradoxum*, les bords périphériques des lames fibreuses sont libres et forment alors, surtout dans les stades adultes, les très forts bourrelets circulaires qui apparaissent sur toutes les figurations.

Pour l'organisation des faisceaux fibreux : nature et dimension des fibres, voir plus loin (p. 285).

Les données microstructurales permettent d'établir qu'à l'exception de *S. praenuntians* les autres taxons de rang spécifique actuellement réunis dans ce genre montrent une

très bonne corrélation des caractères fondamentaux dégagés ci-dessus et que leur réunion donne au terme *Stylophyllum* un aspect très homogène.

Cet état de chose est probablement à mettre en rapport avec les limites très étroites de l'aire de répartition de ce genre. Diener (1921) ne cite aucun autre gisement que ceux des Alpes septentrionales, et les recherches plus récentes n'en signalent pas de nouveau.

Genre **STYLOPHYLLOPSIS** Frech, 1890
(p. 48)

La diagnose générique originale est extrêmement peu précise. En voici l'essentiel :

« Solitaire ou peu ramifié, se rapproche en coupe transversale de *Montlivaltia* et en coupe longitudinale de *Stylophyllum*... Les septes représentent un intermédiaire entre les épines isolées de *Stylophyllum* et les lamelles compactes de *Montlivaltia*. En coupe transversale les épines septales ne sont visibles qu'au voisinage du centre et tout à fait exceptionnellement ailleurs. Le bord supérieur des septes est très profondément denté ».

La plus importante observation de la diagnose ci-dessus concerne l'existence d'éléments radiaires assez bien décrits morphologiquement, encore que l'expression en soit très contestable : les épines septales des *Stylophyllum* sont remplacées ici par des septes. Aucune indication sur leur structure n'a d'ailleurs été fournie ; seule une notation sur leur ornementation prouve que Frech n'assimile pas celle des *Montlivaltia* (dans sa propre conception de ce genre) avec des *Stylophyllopsis* :

« Comme différence d'importance secondaire, il est à signaler que chez *Stylophyllopsis* les faces latérales sont lisses ou couvertes de petits granules épars tandis que chez *Montlivaltia*, ils sont disposés en rangées courbes ».

L'observation à laquelle Frech attribue une valeur secondaire prend une tout autre importance lorsqu'on s'attache à établir la signification structurale des indications fournies par la morphologie et l'ornementation. Comparant les résultats de l'analyse des deux termes (*Stylophyllopsis* ci-dessous et celle de quelques *Montlivaltia* triasiques *in* J. P. Cuif, 1968 : 530-536), on pourra constater que cette notation présentée comme secondaire est, en réalité, la manifestation externe d'une différence structurale profonde entre les éléments radiaires de ces deux genres. Corrélativement, les indications contenues dans les premières lignes de la diagnose originale ne représentent qu'une assimilation superficielle, sans réelle valeur systématique.

Stylophyllopsis polyactis Frech, 1890
(p. 48-49, pl. XII, fig. 3 et pl. XV, fig. 17-23)

A la suite de la présentation adoptée par Frech, l'espèce *S. polyactis* a été reconnue par les auteurs comme type du genre. Bien qu'il ne soit pas envisageable de revenir *a priori* sur un tel état de fait on peut, néanmoins, observer qu'il ne s'agit pas là d'un choix très heureux pour les raisons suivantes :

— En premier lieu, il s'agit d'une forme relativement rare, ce qui est peu gênant lors de l'application stricte de la méthode typologique classique, mais le devient beaucoup si l'on tente une définition du terme conçu comme la représentation d'une population.

— Ensuite, selon Frech lui-même, l'espèce est à mettre à part des autres formes qu'il réunit dans ce genre « par le plus grand nombre des septes et surtout par sa ressem-

blanee avec *Stylophyllum* alors que les trois autres espèces se rapprochent davantage de *Montlivaltia* ».

Quoi qu'il en soit, c'est par l'analyse des polypiers rapportés à eette espèce que doit débuter tout essai de définition microstructurale du genre. La description de Frech met en valeur les caractères suivants :

« Calice solitaire et cylindrique chez les formes bien développées. Diamètre : 4 cm max. La structure septale en épines est presque toujours bien visible en coupe transversale. Elle apparaît plus clairement encore en coupe longitudinale. Le nombre des septes est important, et s'élève de 80 à 120. Les dissépiments présentent un arrangement concave mais cependant à la périphérie s'intercalent des éléments vésiculaires. La dépression calicinale est assez prononcée ».

Les figurations du tableau XV montrent trois sections transversales où apparaît nettement la morphologie septale. L'aspect le plus typique est celui de la figure 17 : les septes sont nombreux (121), fins et subrectilignes. Dans la moitié périphérique, des lacunes apparaissent de place en place, mais sans localisation particulière. Ce caractère s'accentue en direction interne, et la cavité axiale est tout entière occupée par des tigelles subverticales bien individualisées.

Microstructure

Une comparaison de *Stylophyllopsis* avec deux genres apparemment voisins, *Oppelismilia* Duncan et *Molukkia* Jaworski, a été réalisée assez récemment par E. Flügel (1964). Au cours de ce travail, l'auteur décrit brièvement la microstructure septale de *Stylophyllopsis*, malheureusement sans en fournir de figuration. Pour Flügel, les septes de *Stylophyllopsis* ont des « centres de calcification disposés irrégulièrement » et présentent latéralement des lamelles, ce qui conférerait à ce genre une structure septale complexe assez particulière.

Un point de départ convenable pour l'interprétation de cette observation consiste à prendre en considération la remarque de Frech sur l'aspect « stylophyllide » des sections longitudinales du genre en question. L'organisation en épines septales dissociées y est évidente dans la région centrale de la cavité générale, la seule différence avec l'espèce-type du genre précédent étant que les épines septales de *Stylophyllopsis polyactis* restent dans le plan septal auquel elles se rapportent, alors que celles de *Stylophyllum polyacanthum* s'en trouvent écartées par les disparités de leur croissance individuelle.

Cette analogie morphologique se trouve confirmée par l'observation microstructurale qui révèle que les éléments de l'endothèque (dissépiments ou éventuellement planchers mal délimis) sont en continuité histologique avec les couches constituant les épines septales, comme c'était le cas chez les *Stylophyllum* en général. La différence principale réside dans le fait que les éléments endothécaux restent toujours minces, ne constituant pratiquement jamais de planchers épais tels que ceux des *Stylophyllum*.

Dans la moitié périphérique des calices, là où les éléments radiaires sont morphologiquement le mieux exprimés, le processus reste identique, mais les couches de fibro-cristaux ne présentent une épaisseur notable qu'au niveau du plan septal proprement dit, alors que latéralement, sur les parois verticales des septes, elles se réduisent à des feuillets très minces dont la superposition produit l'aspect lamellaire signalé par Flügel (fig. 14 c).

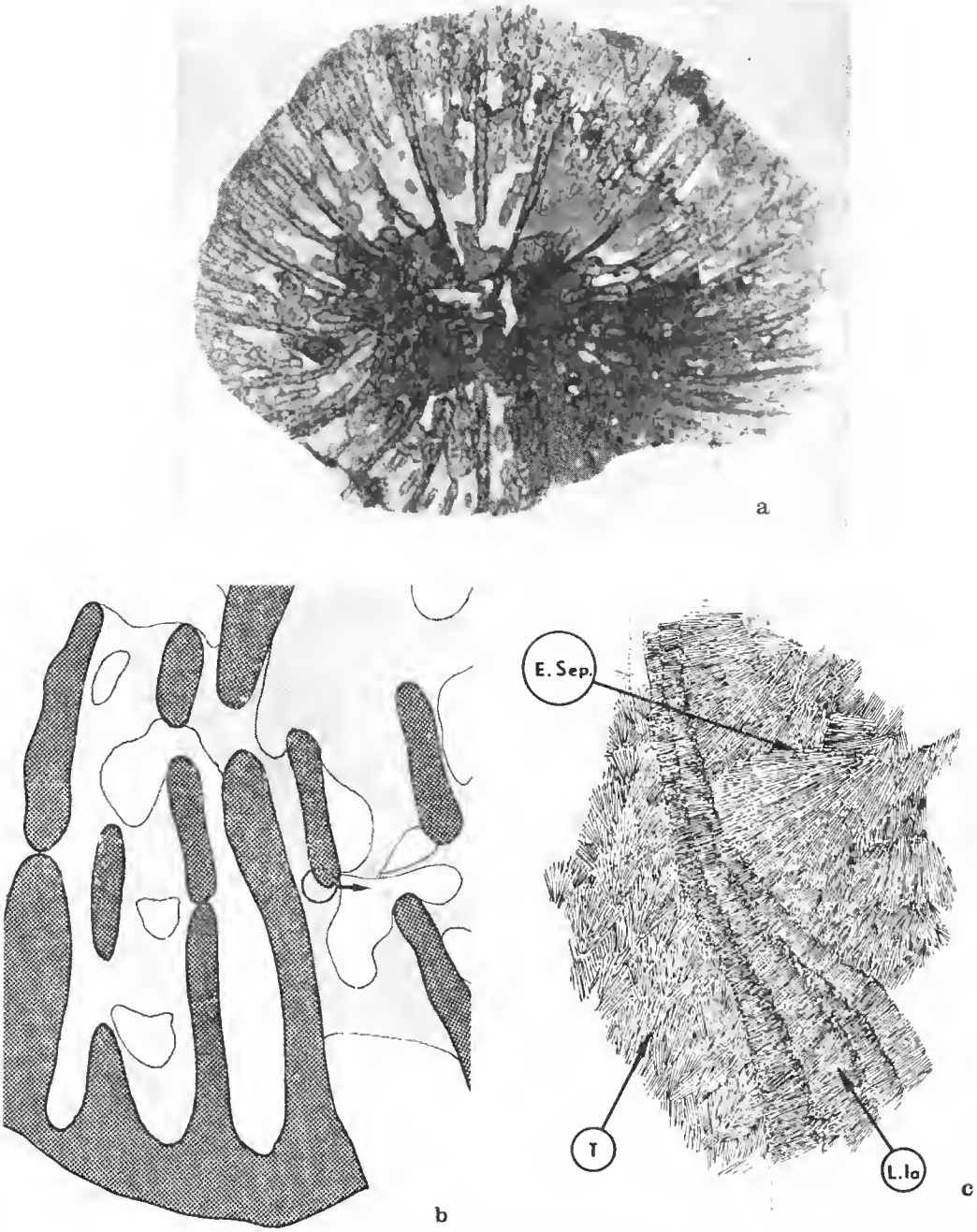


Fig. 14. — a, *Stylophyllopsis polyactis*, section transversale : les éléments radiaires majeurs montrent une apparente continuité due à la réunion des épines septales successives par des lames de sclérenchyme endothécal (G. : 3 ×) ; b, schéma tiré de la figure précédente : situation de la figure 14c (G. : 15 ×) ; c, entre la section de la bordure d'une épine septale (E. Sep.) et d'un plancher (T), les lames de sclérenchyme endothécal = lamelles latérales de Flügel (L. la) (G. : 150 ×).

Dans le plan septal, les fibro-cristaux sont organisés en faisceaux convergents généralement mal définis, de sorte que les sections transversales présentent l'aspect irrégulier relevé par ce même auteur.

Ontogenèse

On ne remarque pas d'évolution sensible de la structure des éléments radiaires au cours de la croissance individuelle des polypiers. Les sections apicales extrêmes font apparaître l'existence d'une sole de fixation suivie immédiatement d'une phase d'expansion latérale très importante. Sur ce point, l'espèce en question se rapproche plus de *Stylophyllum paradoxum* que de *Stylophyllum polyacanthum* avec lequel nous l'avons jusqu'ici comparée.

Conclusion

Il n'existe aucune ambiguïté sur la validité taxinomique du genre *Stylophyllopsis*, ni sur la structure de l'espèce-type qui s'y rapporte. Par contre, l'analyse structurale elle-même révèle que cette espèce est peu apte à remplir le rôle d'espèce-type qui lui a été dévolu par les auteurs. Une tentative de solution à cette contradiction sera proposée à la fin de l'étude du genre *Stylophyllopsis* (cf. p. 256) en tenant compte de la structure des autres espèces actuellement réunies dans ce genre et des conséquences que présenterait une stricte application des règles taxinomiques en usage.

Les espèces de Fischerwiese

Parmi les cinq autres espèces mentionnées par Frech lors de la création du genre, trois seraient présentes à Fischerwiese : *S. zitteli*, *S. mosjvari*, ainsi que, plus rarement, *S. lindströmi*.

Les recherches que O. Haas a effectuées dans ce même gisement en 1906 et 1907 l'ont incité à distinguer, parmi les spécimens attribuables à ces trois espèces, deux formes supplémentaires érigées en variétés : *S. variisepta* et *S. crassisepta*. Malheureusement les descriptions très sommaires et l'absence des échantillons-types dans les collections de l'Institut paléontologique de l'Université de Vienne réduisent les documents originaux aux seules photographies parues en 1909.

Par contre, les collections de la Bayerrische Staatssammlung de Munich possèdent encore les originaux de Frech relatifs aux trois formes initiales sous les numéros suivants :

S. zitteli : AS XII 54 à 58
S. mosjvari : AS XII 70 à 72
S. lindströmi : AS XII 73 à 74

C'est à partir de ces éléments, auxquels s'ajoutent les résultats de récoltes personnelles à Fischerwiese, que sont établies les analyses microstructurales qui suivent, ainsi que l'essai de subdivision qui en est l'aboutissement.

Stylophyllopsis zitteli Frech, 1890
(p. 49, pl. XIII, fig. 9-15 et 17-24)

Frech relève les caractères spécifiques suivants

« L'espèce présente une section transversale circulaire. Les formes polycentriques sont bien moins abondantes que les formes solitaires. La muraille est épaisse et ridée. L'arrangement hexaméral des septes est presque toujours visible. Les vésicules dissépimentaires disposées en cône sont grandes, formant presque parfois des planchers... Au centre du polypier les septes se dissocient en épines comme on peut le voir en coupe transversale et surtout longitudinale.

Les faces latérales des septes sont lisses. Les proportions " morphologiques " de l'espèce sont difficiles à apprécier, comme le montrent les très exactes figurations. De gros échantillons tels ceux figurés en fig. 15, pl. XIII ne se rencontrent que rarement ».

Grâce aux échantillons de Munich, et en particulier à l'original correspondant à la figure 13 du tableau XIII de Frech, il est aisé d'envisager une description complète de l'espèce du point de vue typologique, d'autant plus que le gisement de Fischerwiese m'a fourni des spécimens excellemment conservés, manifestant avec le lectotype désigné ci-dessus une très bonne similitude. La détermination des limites du taxon, très aléatoire sur les seules bases morphologiques, sera envisagée après l'exposition des résultats de l'étude microstructurale.

Description

L'espèce édifie des polypiers de petites dimensions, solitaires ou associés par groupes de quatre ou cinq individus. L'angle au sommet du cône de croissance étant assez fort (75-90°), les faces orales des polypiérites d'un même groupe sont orientées dans des directions très différentes.

L'apex est normalement aigu. Les plus proximales des sections obtenues jusqu'ici ont un diamètre maximal de 4-5 mm. La face orale est subcirculaire, légèrement concave en une dépression calicinale dont l'axe est marqué par quelques tigelles styliformes peu nombreuses.

Sur les échantillons servant de base à cette description, l'évaluation de la limite supérieure du nombre des septes fournit des résultats bien concordants : on dénombre 25 à 30 septes morphologiquement exprimés pour des sections dont le diamètre varie de 15 à 20 mm. La « densité septale » s'avère donc assez faible : 1,5 à 1,6.

Les éléments radiaires sont des septes forts et apparemment compacts. En effet, à part les tigelles axiales, il est assez peu fréquent d'observer sur les sections, aux bordures internes des septes, la présence d'épines septales isolées. Par contre, les surfaces polies montrent déjà très bien la structure septale en grosses épines jointives. Cette structure se manifeste au bord distal par la présence de larges inflexions correspondant à l'extrémité supérieure de chacun des éléments septaux.

Si certaines sections constituent, comme le signalait Frech, des « modèles exemplaires » pour illustrer les lois de Milne-Edwards par l'alternance des deux premiers cycles septaux, il est vain de rechercher cette régularité absolue tout au long de l'ontogenèse.

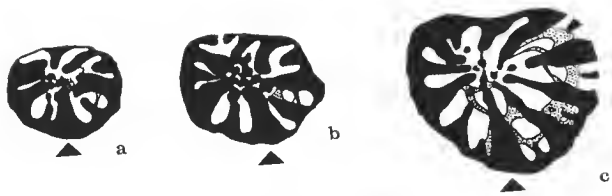


Fig. 15 — *Stylophyllopsis zitteli.*
a, b, c. Stades ontogéniques. Schémas. (Cf. microstructure correspondante en fig. 17 ci-contre.)

Fig. 16. — Schéma de structure générale d'un élément radiaire de *S. zitteli* (LP : tigelle axiale en position de lobe paliforme) (G. : 4 ×).

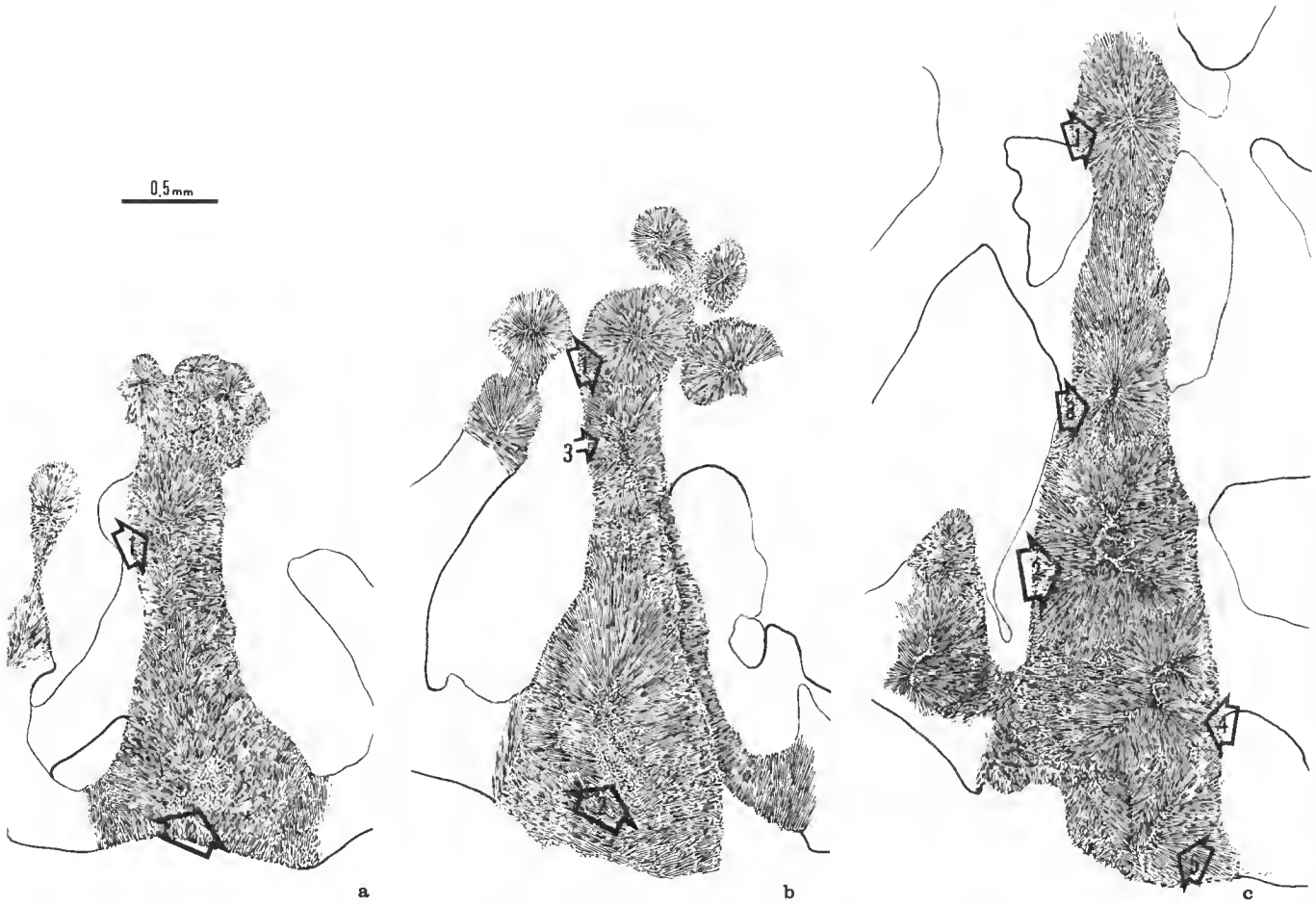


Fig. 17. — *Stylophyllopsis zitteli.*
a, b, c. Microstructure des éléments radiaires majeurs dans les stades ontogéniques initiaux.
Différenciation progressive des épines septales à partir du tissu fibreux continu.

L'endothèque est formée de dissépiments minces dont la disposition régulière réalise occasionnellement une structure presque tabulaire à concavité vers le haut assez marquée.

Microstructure

Les septes sont édifiés par un petit nombre d'épines septales parfaitement individualisées, de section fortement elliptique, en contact permanent par les extrémités de leur grand axe. Même dans les éléments radiaires majeurs, le nombre de ces épines ne dépasse généralement pas cinq. Au contact de deux épines septales adjacentes, du sclérenchyme comble des dépressions, ce qui régularise les faces latérales des septes et leur donne cet aspect lisse, déjà noté par Frech. Ce tissu est en continuité histologique avec celui des dissépiments ; on peut le nommer sclérenchyme endothécal de façon à exprimer le fait qu'il est mis en place secondairement, avec un retard sur l'édification des épines septales proprement dites.

Les sections sériées montrent que les épines septales se forment dans les tout premiers stades de l'ontogenèse (cf. fig. 15 et 17).

Stades ontogéniques initiaux

La section a représente, en fait, la sole basale du polypier. Le protosepte dont la microstructure est figurée en 17 a ne présente encore aucun centre bien défini. On peut toutefois distinguer dès ce stade :

— au bord interne, l'isolement très précoce d'éléments centrés à développement uniquement vertical, première trace de cette structure axiale qui occupera le centre du lumen durant toute l'ontogenèse ;

— à la périphérie, une disposition légèrement convergente des fibro-cristaux qui annonce la formation d'une épine septale non encore totalement centrée.

La section b (distante de la précédente de 0,45 mm) permet de suivre le progrès des différenciations amorcées dès l'origine de la formation de l'appareil septal. La bordure distale a terminé son évolution (1) en un système centré, cependant qu'à la bordure périphérique (2), le processus d'orientation des fibro-cristaux se poursuit. Cette évolution correspond donc à un accroissement de la convexité de l'épithélium basal qui accentue progressivement la disposition radiaire des fibro-cristaux qu'il met en place. En 3, l'équivalent se produit à plus petite échelle.

La section c (distante de l'origine de 1,8 mm) montre que l'élément radiaire étudié a pratiquement acquis sa structure définitive ; il est formé d'un bout à l'autre par le contact d'épines septales centrées. Seule va intervenir maintenant une régularisation qui aboutit à la structure représentée figure 18 et 19. En complément à cette dernière, la figure 16, schéma de la face latérale d'un septe majeur, montre la position de l'épine septale la plus interne, très isolée morphologiquement, en position de lobe paliforme.

En conclusion, c'est la reconstitution de l'ontogenèse du polypier qui introduit la plus notable différence entre les espèces décrites antérieurement et la forme étudiée ci-dessus. Jusque là, en effet, la continuité histologique entre les éléments endothécaux

et les structures septales (même dissociées) était constante. Bien visible chez les *Stylophyllum*, elle est encore décelable chez *Stylophyllopsis polyactis*. Avec *S. zitteli*, il y a suppression de cette continuité ; dans l'épithélium basal se différencient des régions nettement séparées : les unes édifient les épines septales, les autres mettent en place l'endothèque.

La prise en considération de cette donnée peut fournir, pour la séparation des genres *Stylophyllum* et *Stylophyllopsis*, un critère plus exactement contrôlable que l'examen de différences morphologiques sujettes à d'importantes et aléatoires variations. Dans cette hypothèse, on se trouve évidemment amené à classer l'espèce précédente (*Stylophyllopsis polyactis*) dans le genre *Stylophyllum* (cf. ci-dessous p. 257).

Observations sur la variabilité et la valeur systématique de la structure thécale

Rappelons tout d'abord que les données précédentes sont tirées d'un groupe homogène d'échantillons de Fischerwiese. Les limites du taxon peuvent être étendues en prenant en compte les variations qui peuvent affecter la morphologie des éléments radiaires et de la structure thécale. On constate, en effet, chez un même spécimen une évolution très sensible de l'appareil septal au cours de l'ontogenèse, et les sections sériées montrent qu'on peut établir un rapport entre les phases à croissance rapide, où le squelette s'allège au maximum, et les périodes de ralentissement du développement vertical où les structures prennent une morphologie beaucoup plus robuste.

En corrélation avec cet état de choses, les variations qui affectent l'endothèque contribuent à accentuer les différences.

Dans les phases à croissance rapide, on observe la mise en place de dissépiments vésiculaires très minces, régulièrement espacés.

Dans les périodes de ralentissement, l'endothèque prend une allure subtabulaire.

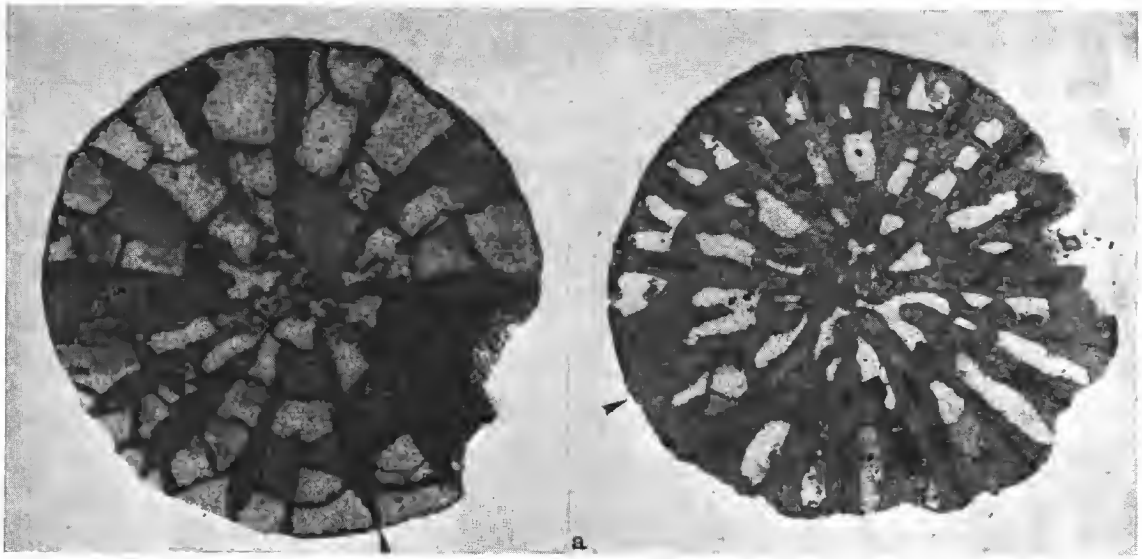
La muraille, enfin, subit une évolution très comparable. Réduite à l'état d'une lame épithécale extrêmement mince dans les phases de croissance rapide, où elle repose seulement sur les extrémités périphériques des septes (fig. 18 a, à gauche), elle devient beaucoup plus épaisse dans les périodes de stagnation de la croissance, par coalescence des éléments endothécaux et des bordures périphériques épaissies des éléments radiaires.

Un complément à cette interprétation est fourni par des spécimens très réguliers, dont la croissance ne semble pas avoir subi de perturbation ; la morphologie des éléments radiaires est constante d'un bout à l'autre du polypier, la muraille est toujours mince, en position épithécale. La comparaison des figures 18 a et b montre à quel degré peuvent parvenir les différences signalées ci-dessus.

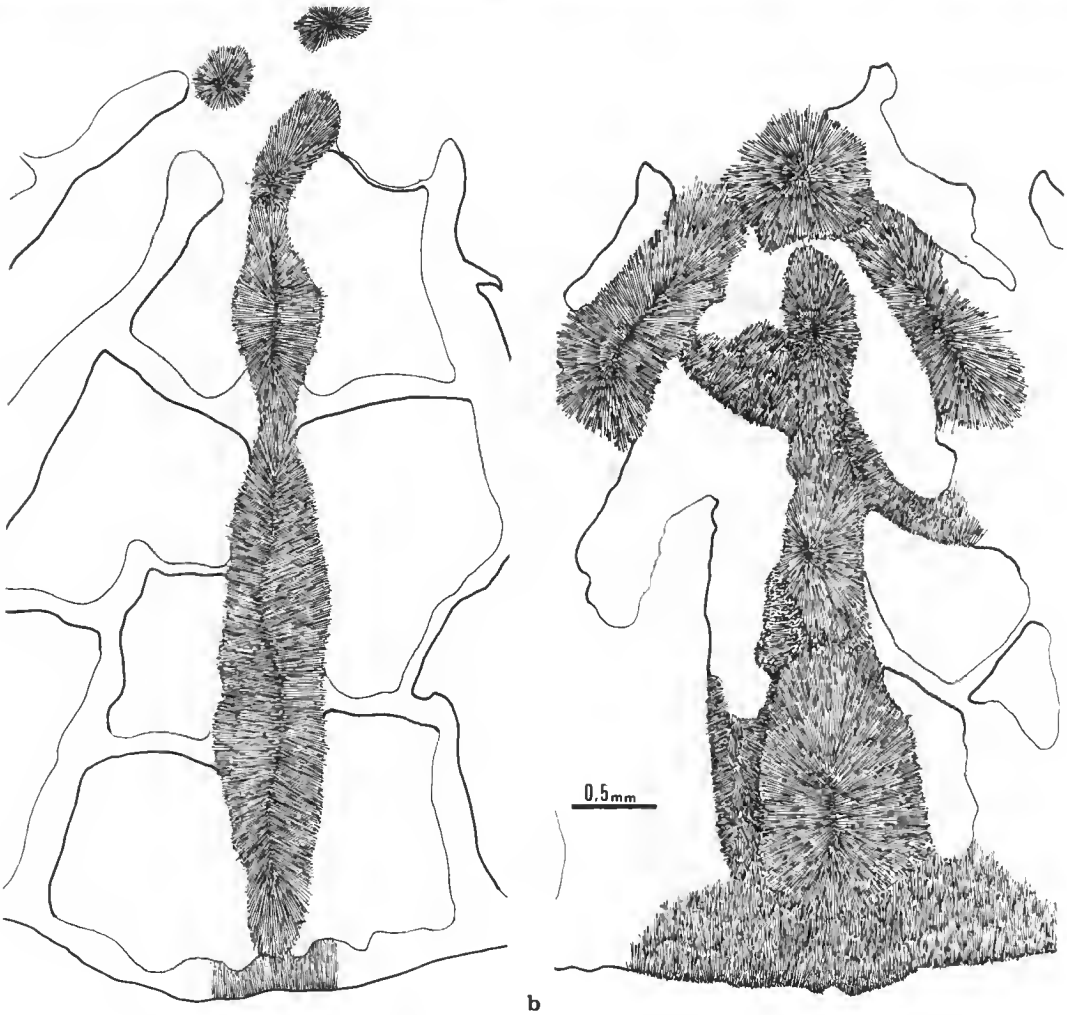
Il importe de souligner à nouveau que, si l'on peut trouver des spécimens se rapportant à un type régulier durant toute leur ontogenèse, il en existe de nombreux pour lesquels l'analyse montre l'alternance répétée de ces deux aspects.

La corrélation de ces faits avec des fluctuations des conditions écologiques est naturellement envisageable, mais la confirmation de cette interprétation ne pourra être apportée que par l'étude des massifs récifaux en place et non par les thanatocœnoses des couches de Zlambach.

Les données ci-dessus montrent que la structure thécale peut être sujette à d'importantes variations et ne doit être utilisée, comme critère systématique, qu'en association avec d'autres éléments, en l'occurence la structure septale elle-même.



a



b

Un contrôle des variations de la muraille au cours de l'ontogenèse est susceptible de fournir d'utiles indications sur les limites de sa variabilité et, par là même, de contribuer à la détermination plus rationnelle de limites taxinomiques.

Stylophyllopsis mosjvari Frech, 1890
(p. 52, pl. X, fig. 7-14 ; XII, fig. 15 ; XII, fig. 16)

Diagnose originale

« Cette espèce recèle les plus grands polypiers des couches de Zlambach. Les spécimens bien développés sont cylindriques, d'aspect massif. Le diamètre du plus grand exemplaire atteint 6 cm, sa hauteur 12-13 cm. La section est elliptique, le nombre des septes atteint 60-70. Comme le montrent les coupes longitudinales et transversales, les septes se dissocient en épines septales libres dans l'axe du calice. La région périphérique de la surface calicinale est plate, on n'observe de dépression que dans la région axiale. La muraille est assez mince et finement striée. »

Sur la base de cette description, Frech réunit un ensemble de spécimens dont les figurations originales mettent mieux en évidence les dissemblances que les similitudes. Les figures 8 et 10 du tableau X, par exemple, montrent deux faces calicinales dont l'une (fig. 10) présente des septes dissociés à leur bord axial en épines septales libres, alors que chez la seconde (fig. 8) les bords sont apparemment entiers.

L'échantillonnage original a subi des pertes considérables. La Bayerrische Staatssammlung conserve encore sous les n° AS XII 70 à 72 trois exemplaires de la collection de Frech, dont le n° 71 correspond à la figure 8 du tableau X. Par ailleurs, le gisement de Fischerwiese m'a fourni quelques bons échantillons attribuables à ce groupe, dont l'un, représenté ici figure 19 b et c, est remarquable par l'exactitude de sa correspondance avec la figure 10 du tableau X de Frech. Leur analyse met en évidence les faits suivants.

Similitude des structures septales

Les éléments radiaires sont édifiés par des trabécules centrées de très fortes dimensions. Le terme d'épines septales utilisé jusqu'ici pour désigner les éléments fondamentaux de l'architecture septale n'est plus adapté à la description des structures de *Stylophyllopsis mosjvari*. Jusqu'à la dernière des espèces ci-dessus, en effet, les limites des contacts entre les constituants septaux se laissaient clairement reconnaître, même en l'absence d'une conservation parfaite de la microstructure. Il n'en est plus de même ici où les contacts entre les éléments contigus se font très largement. Il y a naturellement homologie complète entre les structures que désignent ces deux termes qui ne font allusion qu'à des dispositions différentes d'éléments de même origine.

Le nombre de ces trabécules est élevé, ce qui constitue également une différence importante avec les espèces précédentes : dans la section transversale d'un septe majeur (15 à

Fig. 18. — *Stylophyllopsis zitteli*. a, deux sections transversales faisant apparaître les caractéristiques morphologiques des éléments radiaires et de l'endothèque (G. : 4,5 ×) ; b, microstructures septales correspondantes.

18 mm de longueur) on peut dénombrer 10 à 12 trabécules. Ce nombre ne donne d'ailleurs pas une représentation exacte de la structure septale car l'inflexion des trabécules au cours de leur croissance ne les amène perpendiculairement au plan de coupe que dans la région axiale du polypier, réduisant ainsi considérablement leur nombre apparent.

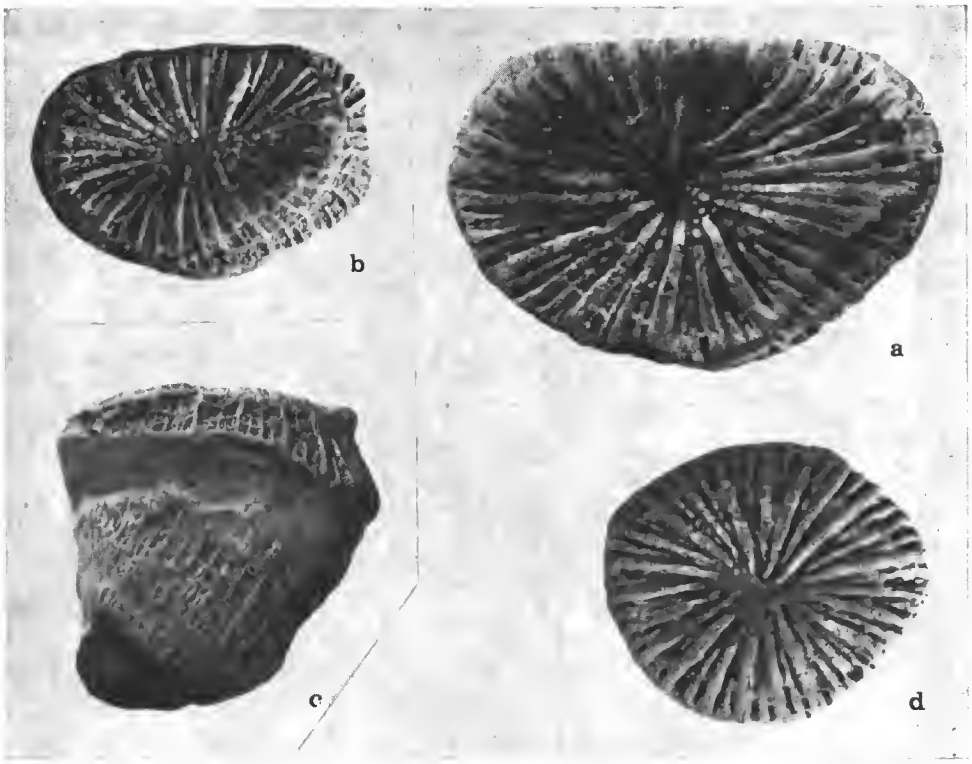


Fig. 19. — *Stylophyllopsis mojsvari*. a, face supérieure d'un original figuré de Frech (Bayer. Staatss. n° As XII 72) (G. : 2 ×) ; b et c, face supérieure et latérale d'un topotype de Fischerwiese (G. : 1,5 ×) ; d, face orale d'un morphotype subcylindrique (G. : 1 ×).

Les trabécules dessinent, en effet, une courbe à concavité dirigée vers le haut, ce qui explique leur émergence en direction subverticale dans l'axe du polypier, à partir d'une direction très inclinée, parfois presque à l'horizontale de leur point de départ.

La permanence de cette disposition chez les formes rencontrées jusqu'ici donne à penser qu'elle pourrait représenter un élément significatif du point de vue systématique : elle définit, en effet, un groupe qui, au-delà des variations portant sur les proportions de chacun des éléments structuraux, s'oppose à l'ensemble des formes chez lesquelles les poutrelles décrivent une courbe à concavité dirigée vers le bas (groupe d'ailleurs bien plus important).

Cette structure septale est strictement identique chez les deux morphotypes identifiés au début de ce chapitre. Les trabécules y ont un diamètre équivalent (700 à 800 μ), leur disposition est la même.

Différences morphologiques des bordures septales

Chez les échantillons correspondant aux figures 19 a et c et 20 a et b, les extrémités des trabécules sont isolées, de sorte que les coupes transversales des bordures internes montrent fréquemment deux à trois sections trabéculaires séparées, bien alignées dans le plan septal dont elles sont issues. Cette disposition est parfaitement bien visible pour tous les septes mineurs.

Sur la figure 19 d, par contre, on observe que les bords septaux axiaux sont le plus souvent entiers. L'individualisation de la trabécule la plus interne est parfois marquée par un amincissement du septe derrière elle, mais le nombre des sections trabéculaires complètement isolées est faible. La différence avec le morphotype précédent est particulièrement nette au niveau des septes mineurs.

A ces remarques on peut ajouter une certaine corrélation entre la morphologie générale de ces polypiers et les différences de constitution septale qui viennent d'être signalées. Les spécimens à bords septaux dissociés sont de taille inférieure, de section souvent elliptique.

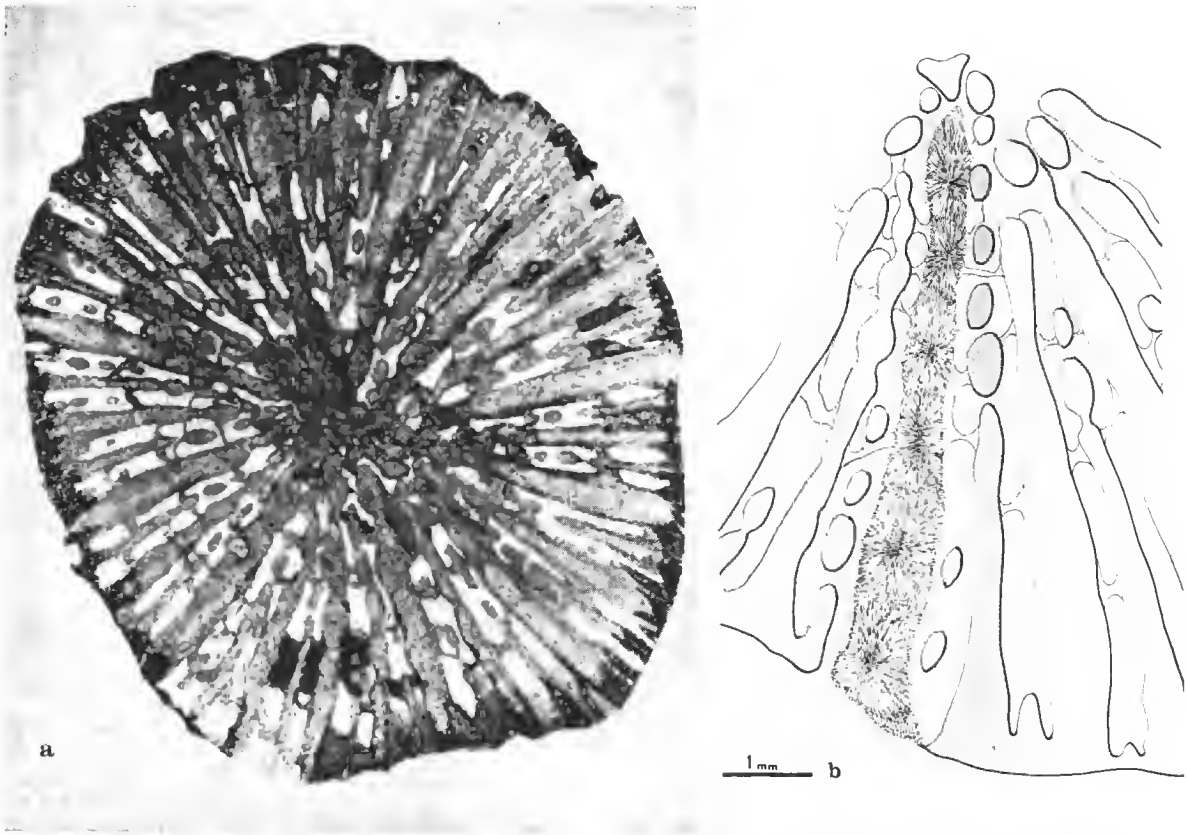


Fig. 20. — *Stylophyllopsis mojsvari* : microstructure. a, coupe transversale dans le spécimen de la figure 19b, c (G. : 4 ×) ; b, microstructure d'un élément radiaire majeur et dissociation des septes secondaires.

Conclusion

A cette dualité que l'on décèle sur des points relativement secondaires dans ce groupe, s'oppose une très grande similitude des microstructures septales de sorte que, sur la base de l'échantillonnage actuellement disponible, l'interprétation au niveau spécifique demeure peu satisfaisante.

Par contre, du point de vue de la structure générale, la correspondance avec les types rencontrés jusqu'ici est excellente.

Espèces de valeur douteuse et morphotypes non différenciés

Outre les espèces ci-dessus, dont la relative homogénéité confère au terme *Stylophyllopsis* une apparente simplicité, on découvre dans les collections, et surtout dans les gisements-types, des formes dont la structure et la position systématique prêtent beaucoup plus à controverse. L'analyse de celles qui sont examinées ci-dessous, tout en révélant des éléments qui ont pu justifier leur rattachement à ce genre, met également en évidence des caractères qui ne permettent pas leur intégration pure et simple au côté des espèces précédentes.

Stylophyllopsis rudis (Emmrich, 1853)

Fungia rudis Emmr., 1853 : 378.
Stylophyllopsis rudis (Emmr.) in Frech, 1890 : 50, pl. XII, fig. 4-14 ; incl. : *Thecophyllia helianthoides* Schafhaütl, 1863, pl. LXVI, fig. 4.

En l'absence de l'holotype, l'espèce n'est plus représentée que par un nombre relativement important d'échantillons originaux de Frech, conservés à Munich sous les n^{os} AS XII 59 à 64 et 65 à 69. Le choix d'un lectotype peut être facilité par l'observation de Frech concernant la grande similitude de l'espèce avec le *Thecophyllia helianthoides* dont la Bayerrische Staatssammlung conserve également l'original (AS IX 10). Il apparaît alors que, parmi les spécimens de Frech, le n° AS XII 68 se détache par sa bonne corrélation avec le type de Schafhaütl.

Morphologie et microstructure

Ce sont des polypiers simples dont les éléments radiaires ont pour caractéristique commune la présence d'un nombre relativement faible de trabécules jointives, dont les extrémités bien individualisées forment une série linéaire de dents aiguës sur les bords internes et distaux des septes. En opposition avec cette armature très développée, les faces latérales sont pratiquement lisses.

Bien que l'analyse des échantillons originaux soit malaisée en l'absence de coupe, on peut noter qu'après avoir décrit une courbe, peu accentuée mais très inclinée vers le bas, les bords distaux des septes majeurs entrent en contact au centre, les bords internes for-

mant un massif axial. Cette disposition n'est pas décelable extérieurement, les extrémités trabéculaires les plus internes ne prenant pas de développement particulier.

Les spécimens correspondant à cette brève description sont figurés en 21 a et b.

Bien que l'espèce soit réputée absente des marnes de Zlambach, celles-ci n'en contiennent pas moins des spécimens dont la morphologie et la microstructure coïncident avec ce qu'ont pu montrer les échantillons originaux examinés ci-dessus. La figure 21 c montre, en effet, des septes majeurs compacts dont seule l'extrémité isolée représente une trace de dissociation. Le nombre des trabécules et leur taille correspondent exactement à ceux observés chez *S. rudis*. L'endothèque enfin, sous forme de forts dissépiments largement appuyés sur les faces latérales des septes, est également semblable à celle de l'espèce en question.

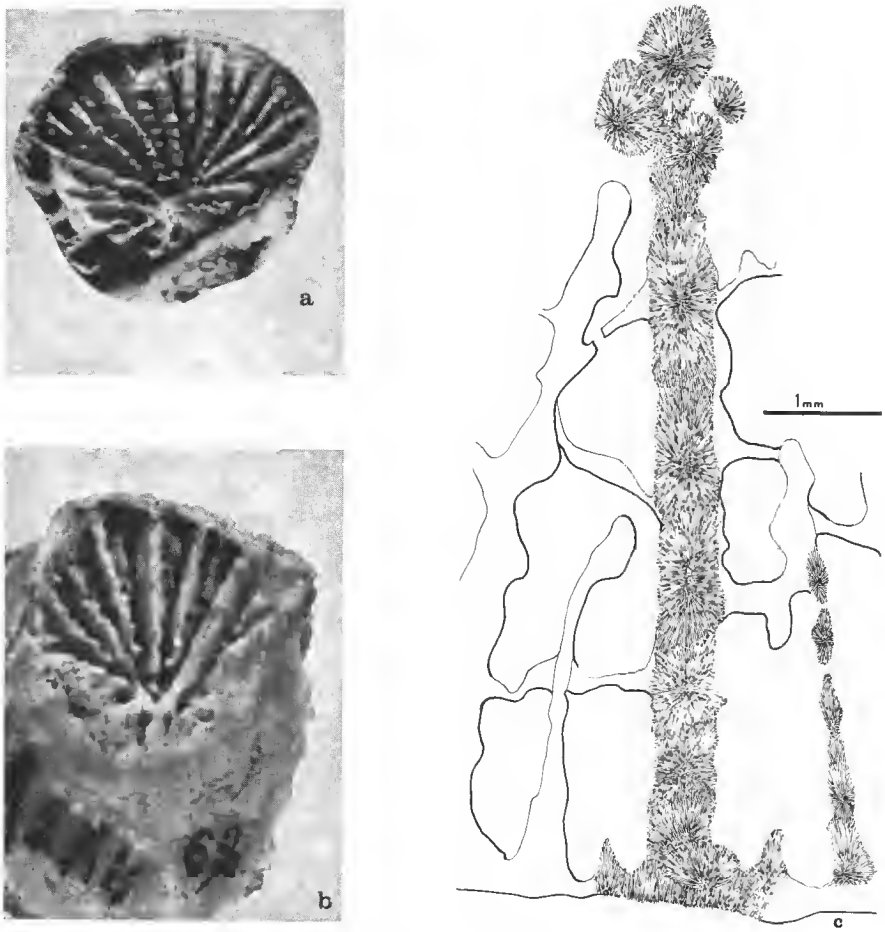


Fig. 21. — *Stylophyllopsis rudis* (Emmr.), 1853. a, original de *Thecophyllia helianthoides* Schafhaütl, 1863 (G. : 2 ×) (B. S. : As IX 10) ; b, spécimen original de Frech (B. S. As XII 68) assimilé par lui à l'échantillon précédent (G. : 2 ×) ; c, microstructure septale.

L'existence de ces analogies n'avait d'ailleurs pas échappé à Frech qui écrit :

« De la forme norienne *S. zitteli*, l'espèce *S. rudis* se distingue par le plus grand nombre des septes, le caractère hexaméral moins marqué et les trabécules plus apparentes ».

Il est de fait que, rapprochés de ceux de *S. zitteli*, les caractères différentiels cités par Frech sont significatifs (encore que l'aspect héxaméral des sections ne soit pas à retenir), et la comparaison des structures septales accentue encore la distinction : septes majeurs partagés en un très petit nombre d'éléments chez *S. zitteli* (2 à 5), alors qu'il y a mise en place de 8 à 11 trabécules par septe majeur chez *S. rudis*.

Avec *S. mosjvari*, la similitude est plus grande, et le nombre trop restreint des spécimens connus ne permet pas actuellement de dire si la dissociation marquée ou la « densité septale » constituent des caractères distinctifs valables.

On peut donc conclure que, si les gisements alpins ne fournissent pas d'indication suffisante quant à la valeur de la distinction spécifique entre *Stylophyllopsis rudis* (= *Thecophyllia helianthoides*) et *S. mosjvari*, l'analyse structurale établit entre ces deux formes une similitude justifiant leur classement dans le même genre.

Stylophyllopsis praenuntians (Volz, 1896)

Stylophyllum praenuntians Volz, 1896 : 87, pl. XI, fig. 1-4.

Nous avons vu p. 236 qu'à la suite de la mise en évidence des caractéristiques microstructurales des *Stylophyllum*, l'espèce *S. praenuntians* de Volz différait de la structure générale du genre par les points suivants :

— absence de la continuité histologique entre les divers éléments constitutifs du squelette ;
— associations de trabécules de taille relativement faible en éléments radiaires bien individualisés, dissociés seulement à leur bordure interne.

Le classement de cette forme dans le genre *Stylophyllopsis* n'est, à vrai dire, guère plus satisfaisant. Les éléments différentiels qu'il est possible de relever entre *S. praenuntians* et les espèces examinées jusqu'ici dans cette étude sont suffisamment importants pour qu'on ne les réduise qu'avec doute à de simples différences spécifiques : le nombre des trabécules par élément radiaire est supérieur à celui des formes précédentes ; mais surtout leur microstructure paraît également différente : les trabécules sont formées de faisceaux fibreux, assez bien individualisés, qui produisent à la surface des septes des granules coniques irréguliers.

Une telle structure septale, malgré la similitude que représente le phénomène de dissociation des trabécules, s'écarte beaucoup de l'organisation en grosses trabécules peu nombreuses et des septes à faces latérales lisses des espèces précédentes.

La position générique envisagée ici n'est donc utilisée que comme une situation d'attente, eu égard au peu de données disponibles pour l'analyse.

D'un intérêt intrinsèque très restreint, cet échantillon présente néanmoins l'avantage de fournir le premier indice de rapport entre les faunes ladino-carniennes des Dolomites et les Madréporaires du Rhétien d'Autriche. Il existe, en effet, à Fischerwiese, un morphotype non isolé par les anciens auteurs et dont les caractères structuraux montrent une bonne corrélation avec ceux que présente l'unique échantillon de Volz.

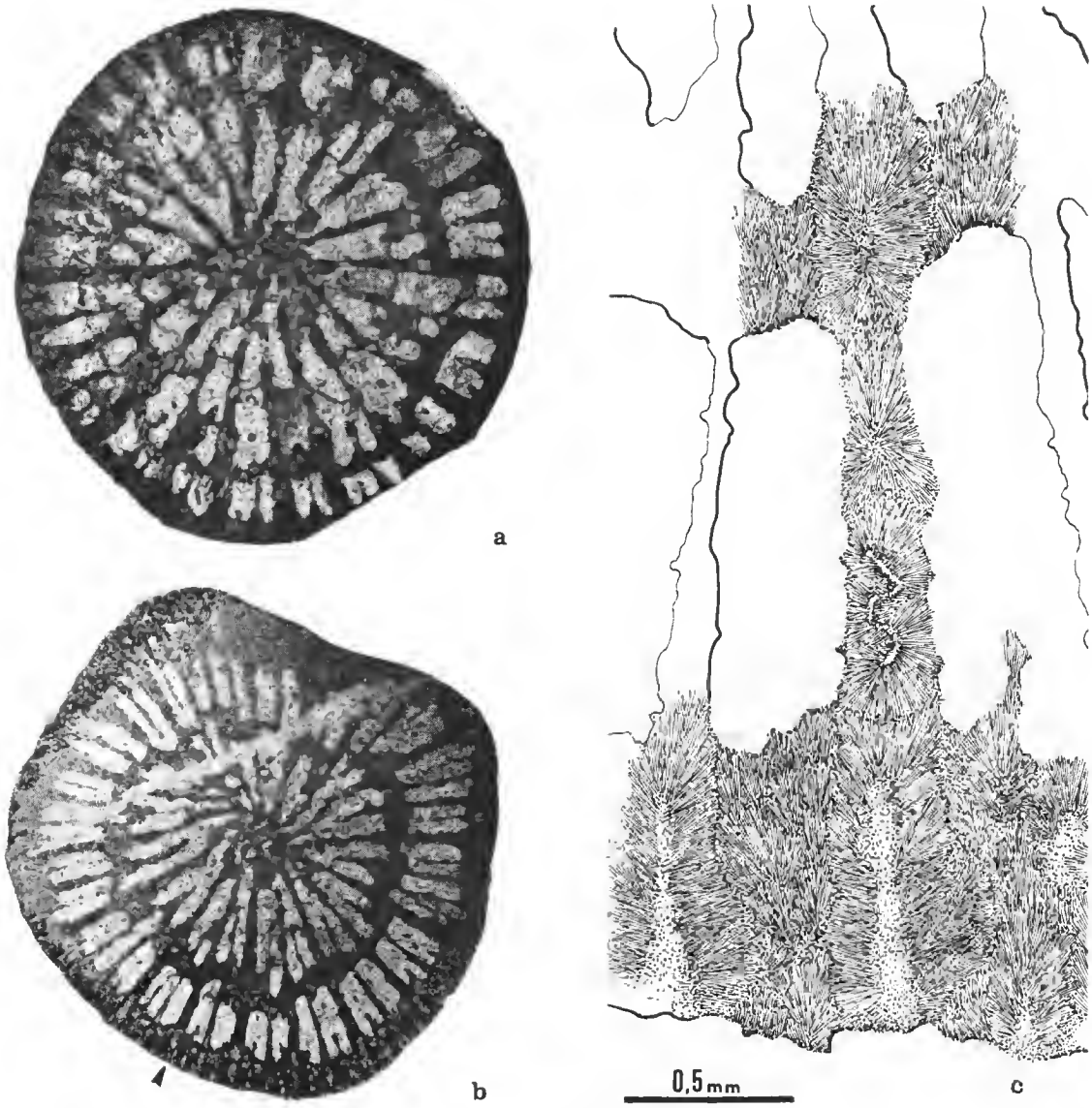


Fig. 22. — *Stylophyllopsis praenuntians*. a, morphotype de Fischerwiese dont les caractéristiques structurales majeures (éléments radiaires et endothèque) sont identiques à celles de l'holotype (G. : 5 ×) ; b, section transversale de l'holotype (B. S. : As I 662) (G. : 4 ×) ; c, microstructure septale correspondante (flèche en 22b).

Morphotypes de Fischerwiese

Ce sont des polypiers solitaires dont la croissance normalement rectiligne est marquée par de fortes traces de rajeunissement. Les septes, dont la morphologie elle-même constitue un premier élément d'analogie avec *S. praenuntians*, sont très régulièrement atténués et parfaitement rectilignes. Leur nombre est important : 50 environ pour une section de 15 mm de diamètre, soit une « densité septale » de 3,5. Ils sont issus d'une muraille forte et régulière.

Les faces latérales des septes ne sont pas lisses ; on peut distinguer en surfaces polies et mieux encore en lames minces les sections de petits granules ornementaux peu élevés mais aigus. Leur disposition d'ensemble n'a pu être observée, mais l'étude microstructurale montre qu'ils sont produits très irrégulièrement sur chaque poutrelle et ne présentent probablement pas de disposition particulière à la surface des septes.

On observe également que la morphologie met en évidence un caractère structural important : l'isolement progressif des trabécules par des inflexions qui s'accentuent vers l'axe du polypier. Si cette dissociation n'atteint pas toujours le stade d'isolement complet des poutrelles, on le doit, entre autres, au développement de l'endothèque qui se présente ici sous forme de forts planchers concaves très régulièrement emboîtés. Cette importante structure endothécale, dont la figure 22 a montre bien le caractère tabulaire, constitue un tissu secondaire qui relie irrégulièrement entre elles les poutrelles de la région axiale. En accord avec cette interprétation on observe, en effet, que pour les septes n'atteignant pas le centre du calice, et même pour les éléments radiaires de très petite taille, la bordure distale comporte très fréquemment en direction interne les sections de une, deux, voire trois trabécules complètement isolées l'une de l'autre, et même très largement espacées relativement à leur diamètre.

Les similitudes avec *Stylophyllopsis praenuntians* portent donc sur la structure et l'histologie des éléments radiaires qui, à la périphérie, produisent des murailles analogues et, dans les régions axiales, se dissocient de la même façon.

Les trabécules sont édifiées dans les deux cas par des faisceaux aigus de fibres, auxquels correspondent sur les faces latérales de petits granules irrégulièrement disposés. Cet aspect avait bien été observé par Frech lors de la définition du genre *Stylophyllopsis* (ce qui prouve qu'il y incluait le morphotype en question). Cependant, se limitant à l'observation externe, Frech n'accorde pas explicitement à cette information une valeur systématique. La connaissance de la structure septale conduit au contraire à isoler ce type de forme en un genre défini, d'autant plus justifié que les ressemblances notées avec *S. praenuntians* lui confèrent une extension chronologique importante.

Sens du terme générique *Stylophyllopsis*

La première partie de l'analyse a mis en évidence l'inadaptation de *S. polyactis* à représenter l'espèce-type du genre, car sa structure est beaucoup plus proche de celle des *Stylophyllum*. En toute rigueur, le passage de *S. polyactis* dans le genre *Stylophyllum* devrait s'accompagner de la disparition du terme générique qui était fondé sur cette espèce. Deux éléments concordants semblent pourtant justifier ici une exception à cette règle :

— l'espèce en question a été désignée comme type (Diener, 1921) car elle est la première citée par Frech dans son mémoire, ce qui n'est nullement une raison suffisante ;

— Frech lui-même avait déjà pressenti le caractère très particulier de cette forme ; seul un procédé d'exposition très contestable (cf. Frech, 1890 : 48-49) l'a incité à maintenir l'espèce en question parmi les *Stylophyllopsis*.

On est donc fondé à admettre que jusqu'à présent le type du genre n'avait pas été fixé et que *S. polyactis* ne peut être utilisé comme référence.

Par contre, l'emploi comme espèce-type de *S. zitteli*, forme abondante dans les gisements originaux, et dont la morphologie, la microstructure, le développement et la variabilité étudiés ci-dessus permettent une comparaison complète avec les autres formes, apporterait à la définition de ce genre une utile clarification.

Dans ce cas, le trait dominant du genre est donc la présence d'épines septales très fortes, plus ou moins disjointes à leur extrémité distale infléchie vers le haut. Histologiquement, la similitude avec le tissu des *Stylophyllum* apparaît dans les sections des épines septales, formées d'épaisses couches de tissu fibreux indifférencié, disposition corrélative d'une absence totale d'ornementation sur les faces latérales des septes.

Les caractéristiques septales de *S. mosjvari* (taille relative et modalités d'association des trabécules) permettent de conserver la position préconisée pour cette espèce sur les bases morphologiques, de même que pour *S. rudis* en y incluant *Thecophyllia helianthoides*.

Pour *Stylophyllopsis praenuntians*, par contre, l'organisation des septes en trabécules infléchies axialement vers le haut et leur dissociation progressive constituent bien des éléments de ressemblance importants, mais l'ornementation des faces latérales des éléments radiaires, toujours absente jusque-là chez les formes précédentes, et le diamètre relativement faible des trabécules maintiennent ce type structural à l'écart des précédents, d'autant plus que les informations à son sujet demeurent très fragmentaires.

Au total donc, dans ce terme générique, et même après en avoir exclu *S. polyactis*, on décèle une hétérogénéité qui pourra peut-être se trouver réduite par l'étude des espèces du Lias anglais (cf. les figurations de Duncan).

Genre **PROTOHETERASTRAEA** Wells, 1937
= **HEXASTRAEA** Volz, 1896

Dès sa création, ce genre fut classé dans les Stylophyllidae par Volz qui se fondait alors sur deux points fondamentaux de la diagnose : « Les septes sont édifiés par des trabécules horizontales, libres au bord interne... L'endothèque est uniquement tabulaire. »

Pourtant les premières lignes de la présentation du genre montrent nettement que l'observation morphologique avait révélé à l'auteur des éléments différentiels notables. Ainsi, cette remarque : « il existe quelques échantillons qui extérieurement rappellent fort le *Stylophyllopsis*, mais qui après étude précise s'en distinguent visiblement », de même que ce très contestable procédé de diagnose dans lequel on reconnaît d'ailleurs l'influence de Frech : « Les coupes transversales d'un calice normal concordent à peu près avec celles des *Stylophyllopsis*, les longitudinales avec *Cyathocoenia*, lequel ne se distingue que par sa gemnation compacte. »

La comparaison des diagnoses spécifiques originales n'ajoute que très peu à notre connaissance de ces formes, car elles ont été établies dans des conditions très précaires. L'espèce-type n'est connue que par un seul spécimen original, la seconde par trois fragments. Pour la suite de la discussion, il est néanmoins utile de relever :

Hexastraea fritschi :

« L'espèce édifie des colonies fortement ramifiées, dont les polypes ont un diamètre de 4-5 mm. Septes très minces, fins, dont les coupes montrent très visiblement dans leurs sections des " épines primaires " juxtaposées en un " urseptum ".

« Les septes sont édifiés par des trabécules horizontales extraordinairement fines, qui se projettent librement au bord interne. L'épaisseur de chaque poutrelle est d'environ 0,05-0,06 mm. La muraille est très forte et renforcée du côté interne par du stéréoplasme. Il existe une vraie lame murale. A l'extérieur elle est fortement marquée, avec d'innombrables rides transversales et des constrictions plus grosses. »

Hexastraea leonhardi : Caractères différentiels peu significatifs, même dans la diagnose originale.

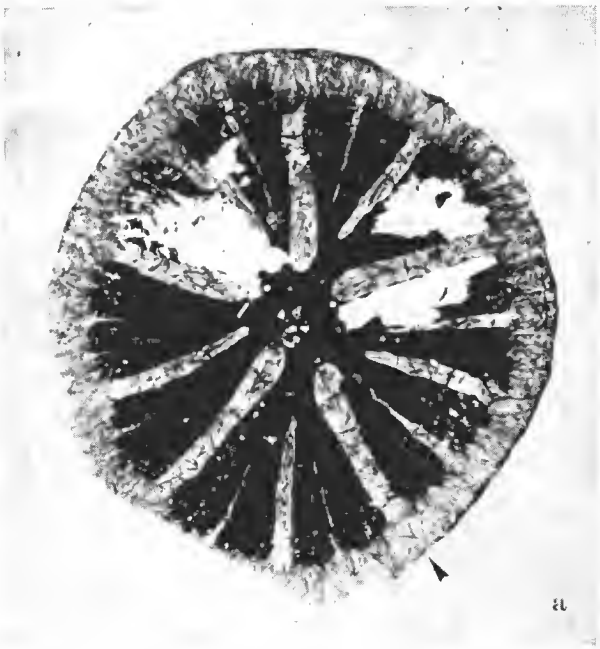
« Les six septes majeurs remarquablement forts sont caractéristiques de l'espèce. »

Or les figurations originales ne sont pas très claires à cet égard, et l'exemplaire présenté en figure 23 a montré qu'une parfaite symétrie cinq peut exister chez des formes possédant un appareil septal conforme à la description de Volz.

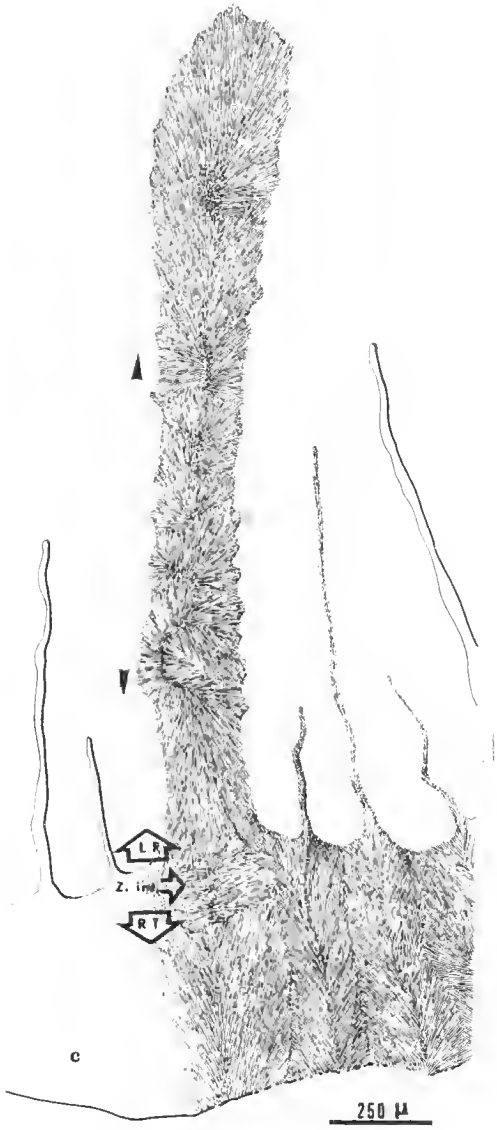
Les autres indications originales sont très peu utilisables pour la distinction des deux espèces en question.

Néanmoins, malgré l'imprécision et la brièveté des diagnoses, bien que de nouvelles observations révèlent que de nombreux points en sont erronés, il n'y a très paradoxalement aucune ambiguïté quant à l'attribution à ce genre des échantillons recueillis au Sett-

Fig. 23. — *Hexastraea leonhardi*. a, section transversale (G. : 10 %) ; b, ornementation de la face septale d'un élément radiaire de second ordre (G. : 50 %) : costulation divergente en rapport avec la structure septale ; c, Microstructure d'un élément radiaire majeur de *H. leonhardi* [LR : lame radiaire constituée en système divergent ; Z. int. : « zone intermédiaire » ; RT : région thécale].



a



Sass. Les caractéristiques morphologiques extrêmement accusées, qui avaient déjà frappé l'auteur initial, écartent tout risque de confusion avec une autre forme de cette époque. On observe ainsi au premier abord :

— une disproportion considérable entre les septes majeurs très forts, de section épaisse et massive, et les éléments radiaires mineurs (surtout ceux des deux derniers ordres) qui sont excessivement fins, allongés et ondulés ;

— une parfaite régularité de la subdivision en cinq « ordres », caractère tout à fait surprenant si on le compare aux dispositions septales enregistrées jusqu'ici parmi les membres de cette famille.

Microstructure

L'ensemble du squelette semble de prime abord d'origine septale ; pour la commodité de la description il est subdivisé ici en trois régions, nettement individualisées sur tous les échantillons examinés :

— les lames radiaires : région des septes morphologiquement apparentes dans le lumen (LR sur la figure 23 c) ;

— la région thécale (RT) ;

— une zone intermédiaire relativement peu importante, mais de structure très caractérisée (Z. int. sur la figure 23 c).

Lames radiaires

Dans les septes majeurs, cette région constitue fondamentalement un système divergent (fig. 23 b et c) dans lequel on observe, de part et d'autre d'une région moyenne ou apparaissent des centres de convergence plus ou moins allongés, des faisceaux fibreux de très importantes dimensions. Ces derniers sont fortement inclinés, en direction axiale au bord interne, et vers l'intérieur au bord périphérique. Cette interprétation est confirmée par l'examen de l'ornementation des faces latérales, dont la figure 23 b donne un exemple.

L'ornementation est constituée de granules isolés ou réunis par des côtes irrégulières dont la direction correspond à celle des faisceaux décrits ci-dessus.

Les coupes longitudinales montrent que les centres de convergence que l'on observe sont en réalité les sections d'axes très obliques par rapport au plan médio-septal, c'est-à-dire à la direction générale de croissance du septe (D sur la figure 23 b). Ainsi, les axes mis en place dans la région moyenne de l'élément radiaire sont inclinés vers les faces latérales du septe, tandis que les axes des bordures s'infléchissent en restant dans le plan septal, formant ainsi le système divergent des septes majeurs.

Il semble important de signaler que ces axes de calcification restent toujours relativement courts ; ils ne présentent pas la continuité verticale que l'on reconnaît aux trabécules proprement dites, telles qu'on pourra en observer chez d'autres formes.

Chez les septes de second ordre, l'organisation est identique, mais les proportions des trois constituants diffèrent : la bordure interne est relativement plus importante tandis que les deux autres parties régressent, et surtout la région moyenne qui se trouve réduite à quelques faisceaux.

Les septes mineurs sont des lames excessivement minces : ceux du quatrième ordre, par exemple, pour une longueur de 1 mm ne dépassent pas 35 μ d'épaisseur, dimension qui reste constante sur toute la longueur de la section ; c'est ce caractère très accusé et parfaitement régulier qui avait déjà permis à Volz d'isoler cette espèce malgré une analyse structurale défectueuse.

Région thécale

Contrastant avec la variété des structures dans les lames radiaires, la région thécale des septes présente une grande homogénéité ; il est particulièrement remarquable que les septes mineurs de dernier ordre, longs de 0,3 - 0,4 mm, épais de 25 à 30 μ, présentent une région thécale presque aussi développée que les septes majeurs les plus massifs (cf. fig. 23 c.

Les régions thécales des éléments radiaires (zones dont les contacts latéraux déterminent la muraille forte et régulière qui est une des caractéristiques de l'espèce) sont édifiées par un ensemble de faisceaux fibreux très aigus, dont la direction apparente, sur les coupes transversales, est de 30 à 40° de part et d'autre du plan médio-septal, en direction interne. Contrairement à la description initiale, il n'y a pas de « lame murale vraie », que Volz concevait et figurait comme une mince enveloppe extérieure à l'épaisse structure thécale. Cette interprétation, issue de l'observation de la morphologie externe du polypier, est infirmée par l'examen en lames minces ainsi qu'au microscope électronique. Les fines stries concentriques signalées par Volz, portées par la « lame murale vraie », sont les traces des positions successives de la retombée externe de l'ectoderme basal, ne correspondant à la mise en place d'aucune unité structurale définie.

Le « stéréoplasme », schématiquement figuré par le même auteur (fig. 45, p. 91), représente la région thécale dans sa totalité. Son organisation en massifs de sclérenchyme symétriques par rapport au plan médio-septal de chaque élément radiaire justifie *a priori* une interprétation basée sur une origine septale de la thèque plutôt que sur l'existence d'une muraille autonome (voir les données relatives à cette question dans la suite de l'analyse).

Zone intermédiaire

Dans les septes de premier et second ordre s'intercale, entre les lames radiaires et les régions thécales, un petit massif de tissus dont les libres sont orientées, en principe, perpendiculairement au plan septal. D'un développement assez variable, cette zone reste toujours d'importance secondaire par rapport aux deux précédentes ; elle ne comporte que quelques centres de calcification étroitement groupés.

Son individualité est toutefois si évidente, sa constance à la base des lames radiaires majeures si remarquable, qu'il est impossible de la négliger, bien que sa signification structurale demeure énigmatique, en l'absence de tout point de comparaison.

Cette zone est inexistante chez les éléments radiaires de troisième, quatrième et cinquième ordre. Chez ces derniers, en effet, la partie proprement septale est réduite à une lame très mince, au point que son architecture en est indécelable. Cette lame entre directement en contact avec la région thécale correspondante, dont nous venons de voir ci-dessus le développement et la structure tout à fait comparables à ceux des septes les plus importants.

Conclusion

L'interprétation générale d'une telle organisation met en évidence une curieuse hétérogénéité entre les éléments radiaires des divers ordres. En effet, si l'on admet *a priori* que les septes mineurs (malgré leur morphologie très particulière) manifestent une conformité suffisante avec les structures connues par ailleurs pour qu'on puisse considérer les contacts de leurs régions périphériques comme la réalisation d'une muraille septo-thécale ordinaire, il devient alors impossible de considérer les septes majeurs (et surtout les « protoseptes ») comme des éléments radiaires normaux. Le système divergent de leur lame radiaire proprement dite semble accolé par son bord périphérique à la région thécale, par l'intermédiaire d'un groupe de faisceaux fibreux dont la direction générale est perpendiculaire au plan septal, groupe dont la présence ne s'explique pas dans une architecture « normale ».

La région thécale de chaque septe majeur apparaît alors étrangère à l'élément radiaire auquel elle correspond, ce qui donne à la structure thécale considérée dans son ensemble un aspect composite. Elle résulterait, en effet, pour partie des bordures périphériques des septes mineurs (donc serait dans ce cas là septo-thécale), mais présenterait des intercalations sous forme d'éléments indépendants, d'origine non radiaire, mais morphologiquement identiques aux bordures périphériques des septes mineurs.

A cette hypothèse peu plausible, l'étude des stades jeunes et des phases de développement permet de substituer une interprétation donnant à l'ensemble un aspect plus cohérent.

Étude des stades ontogéniques initiaux

Le stade le plus proximal qu'il ait été possible d'observer dans son ensemble est représenté en figure 24 b. Une lame mince, encore plus proximale, a montré que l'extrémité apicale de l'échantillon en question avait disparu, la section se bornant alors à un élément radiaire majeur, la région thécale adjacente et quelques septes secondaires (fig. 24 a).

Cette section est néanmoins très utile, car elle révèle qu'à ce stade la structure thécale a déjà atteint une importance équivalente à celle observée ci-dessus, alors que les éléments radiaires mineurs ne sont pas encore développés.

Un fait bien observable ici prouve donc que la muraille ne doit rien aux éléments radiaires ; la structure thécale est bien réalisée par des faisceaux aigus, subparallèles entre eux, mais ces faisceaux ne sont pas du tout organisés en fonction de la présence des éléments radiaires mineurs, comme c'est le cas sur les sections précédentes, beaucoup plus tardives dans l'ontogenèse du polypier. Cette disposition prouve que la structure thécale est une entité autonome.

Qui plus est, l'observation du contact entre les éléments radiaires majeurs et cette structure thécale montre nettement un infléchissement de la direction générale des faisceaux de fibres thécaux au contact de la bordure périphérique des septes (fig. 24 a : INFL). La mise en place de la structure thécale primitive est donc elle-même postérieure à l'édification des septes primaires.

La section suivante (fig. 24 b) montre que, dès ce stade (distant du précédent de 1,2 mm), la muraille a pris un aspect correspondant à la description initiale, par l'organisation des

faisceaux fibreux périphériques en fonction de celle de l'appareil septal et par le groupement des faisceaux fibreux en fonction des plans médio-septaux des éléments radiaires.

Conclusion

A l'inverse de l'hypothèse présentée ci-dessus, c'est la muraille qui présente une unité structurale indéniable alors que l'appareil septal montre une dualité résultant du processus ontogénique suivant :

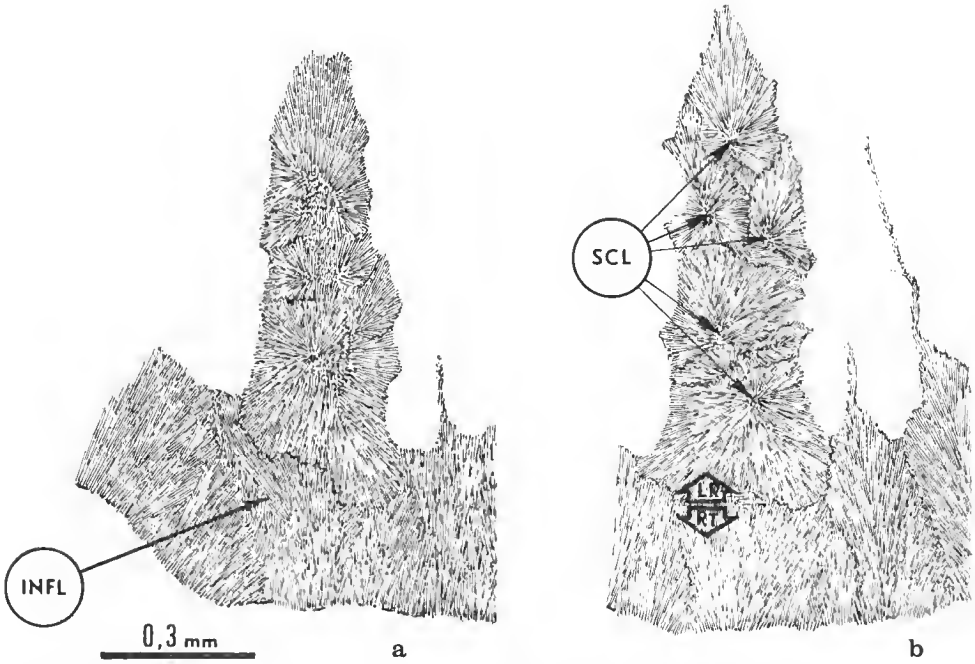


Fig. 24. — Stades initiaux. a, la structure thécale est encore indifférenciée ; b, distante de 1,2 mm de la précédente : les septes secondaires sont développés. (Dans la structure thécale, le groupement des fibres en faisceaux symétriques correspondant aux éléments radiaires est réalisé.)

— mise en place des septes primaires (le terme de protosepte ne saurait leur être appliqué sans une analyse plus précise que l'état des spécimens n'a pas permise jusqu'ici) ;

— formation d'une muraille périphérique, de structure fibreuse diffuse, venant s'appuyer sur les bordures périphériques de ces septes primaires ;

— enfin, apparition et développement des septes secondaires, insérés sur le sclérenchyme fibreux de la thèque. En rapport avec ce développement de l'appareil septal, le sclérenchyme thécal perd son aspect diffus pour prendre un aspect pseudo-septo-thécal qui est particulièrement apparent sur les sections des polypiérites développés.

Étude de la gemnation

Étudiées par sections sériées, les modalités de la gemnation sont présentées figure 25 a à d. Les principaux aspects microstructuraux du phénomène y sont représentés à partir des figures schématiques auxquels ils correspondent.

Section a. Les premiers indices de la gemnation apparaissent dans l'axe du lumen, à l'extrémité des éléments radiaires majeurs, sous forme de petits sclérodermites généralement bien centrés mais pouvant prendre un aspect laminaire (fig. 25 : MSA). Ces éléments représentent l'ébauche d'un massif sclérenchymateux qui va se développer au point de convergence des septes principaux.

Section b. Le développement de ce massif de sclérenchyme est très rapide. Sur cette section, distante de 0,7 mm de la précédente, il réunit déjà les bords internes des septes majeurs ; le cloisonnement de la cavité générale primaire est donc réalisé dès ce moment. Le nombre des calices secondaires ainsi définis est généralement de trois ou quatre, sans qu'on puisse établir, du moins pour l'instant, un rapport entre la disposition septale du calice initial et l'apparition des calices secondaires.

Section c et d : Le principe de subdivision étant acquis, la suite du processus consiste fu la régularisation des appareils septaux des calices secondaires. Les septes dont ils sont cormés ont une triple origine. Ce peuvent être :

— les éléments radiaires du calice initial, qui à la bordure de celui-ci poursuivent leur croissance sans modification notable ;

— des septes de néoformation résultant de la différenciation du massif de sclérenchyme axial (fig. 25 c et d) ;

— des septes également néoformés, mais insérés directement sur les éléments radiaires majeurs jouant un rôle dans le cloisonnement de la cavité générale primaire.

Différenciation du massif de sclérenchyme axial

Devant le rapide développement du massif de sclérenchyme qui occupe le centre de la cavité générale, les éléments radiaires, sur lesquels il s'insère, subissent une régression de plus en plus accusée. Encore entiers en 25 a, il n'en subsiste plus en 25 d que la bordure périphérique, laquelle disparaît rapidement.

Cette régression centrifuge des septes représente, en fait, le remplacement des structures radiaires du calice initial par les structures thécales des calices secondaires.

Il importe de souligner que ces structures thécales sont entièrement édifiées à partir de tissu néoformé ; les éléments radiaires majeurs, après avoir joué le rôle de support pour le massif sclérenchymateux axial régressent complètement (alors que ceux qui n'ont pas joué de rôle dans le cloisonnement demeurent intacts).

Ce processus est parfaitement visible histologiquement. En effet, à l'organisation en système divergent qui était la caractéristique des septes majeurs se substitue progressivement un tissu où les faisceaux de fibres, de part et d'autre d'un plan médian parfaitement continu, sont orientés vers les centres secondaires auxquels ils se rapportent.

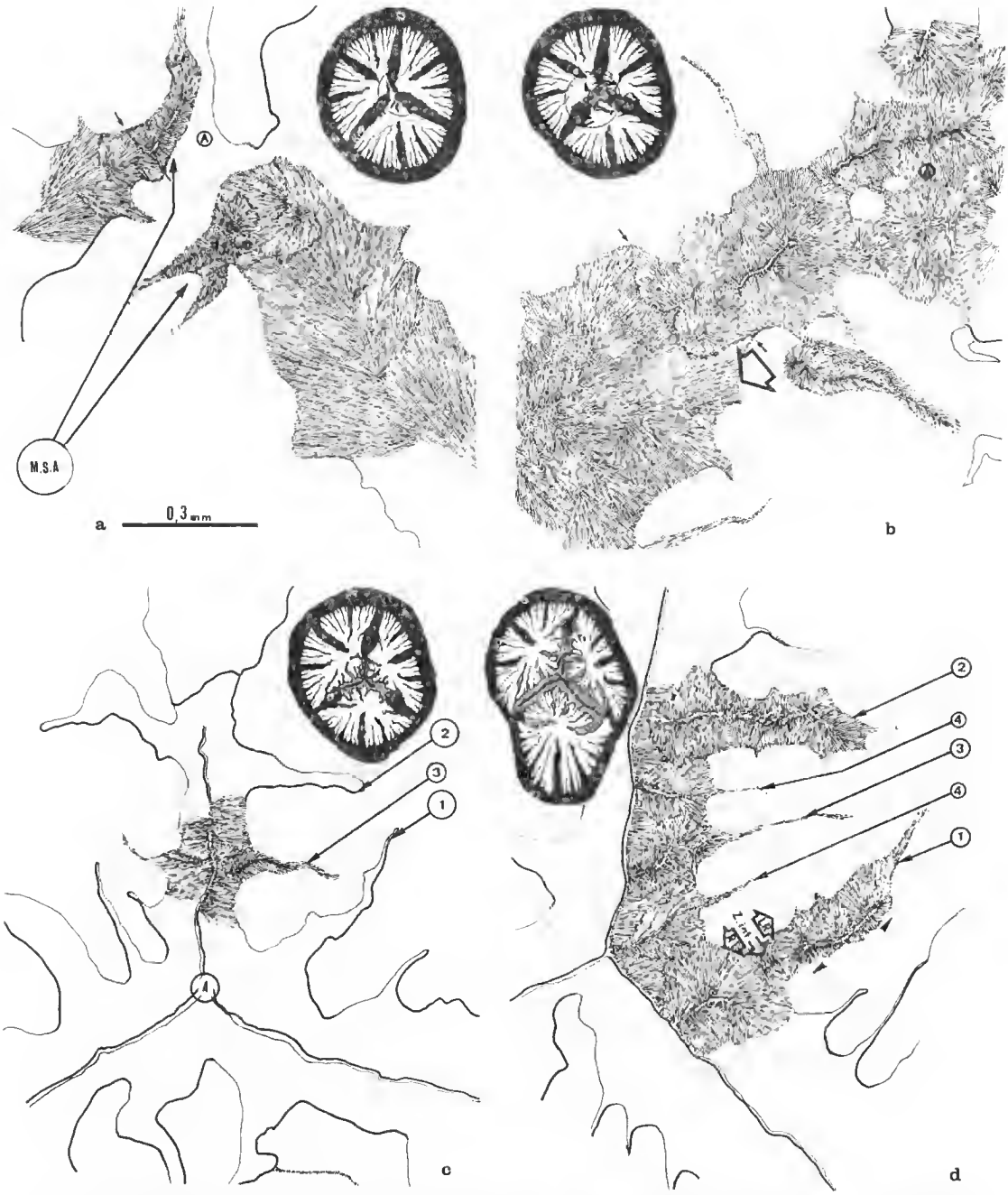


FIG. 25. — Évolution microstructurale du massif de sclérenchyme axial au cours de la division de *Hexastraea leonhardi*. a, disposition et microstructure des premières ébauches du massif sclérenchymateux axial (MSA) (A : axe de la cavité générale primaire) ; b, dès ce stade, la tripartition de la cavité générale primaire est réalisée : le dépôt axial est suffisant pour relier les bords internes de trois septes majeurs ; ces derniers amorcent leur régression (flèche) ; c, premières ébauches des éléments radiaires sur le massif de sclérenchyme axial : ils sont encore dépourvus de différenciations trabéculaires ; d, les septes néoformés prennent la structure typique du genre : différenciation du système divergent dans la lame radiaire (LR), de la zone intermédiaire (Z. int.) et de la région thécale (RT).

Cette disposition est exactement homologue de la structure thécale telle qu'on pouvait l'observer dans les tout premiers stades de l'ontogenèse.

Cette observation permet également d'établir à nouveau que chez cette espèce une muraille peut s'établir indépendamment de toute organisation septale.

Les similitudes entre l'organisation du massif de sclérenchyme axial et la structure thécale primitive sont encore accentuées par les modalités de mise en place des éléments radiaires secondaires.

Leurs ébauches apparaissent très tôt (fig. 25 c) et elles se présentent alors comme des lames radiaires à bords internes atténués, à bords externes arrondis, à structure fibreuse continue sans trace de centre de convergence. Ces ébauches septales s'insèrent profondément dans l'épaisse muraille fibreuse que forme le massif de sclérenchyme axial, mais sans en modifier l'organisation : disposition en tous points semblable à celle des premiers stades du développement (cf. p. 262).

L'évolution de ces ébauches septales en fonction de la précocité de leur apparition conduit à un système de septes tout à fait identique (du point de vue des rapports structuraux) à celui qui est édifié dans les premiers stades de l'ontogenèse. Ainsi peut-on observer (fig. 25 d) :

— des septes majeurs, organisés en trois zones : lames radiaires en système divergent (LR du septe 1 de la fig. 25 d), région thécale (RT) et zone intermédiaire (Z. int.) (cette structure est exactement celle des septes de premier ordre, cf. fig. 23 c) ;

— des septes de second ordre, encore importants morphologiquement ;

— des septes mineurs dont les lames radiaires sont extrêmement minces.

D'autre part, en rapport avec le développement des éléments radiaires, la muraille fibreuse indifférenciée décrite ci-dessus (cf. fig. 25 c) se trouve progressivement remplacée par les régions thécales des septes qui finissent par s'y substituer complètement. Cette évolution est, encore une fois, tout à fait analogue à celle qui a été relevée au cours des stades ontogéniques précoces.

Septes néoformés insérés directement sur les éléments radiaires du calice initial

Au cours du processus de gemnation décrit ci-dessus, on constate que peuvent apparaître des lames radiaires insérées sur les faces latérales des septes impliqués dans le cloisonnement de la cavité générale primaire.

La caractéristique commune de ces septes néoformés est d'être édifiés par des sclérodermites très petits mais bien centrés (cf. fig. 26 e et e). Ils présentent, par ailleurs, un développement considérable de l'ornementation latérale. On observe, en effet, que ces septes sont pourvus d'épines courbes très élevées et fortes, dont on ne trouve jamais l'équivalent entre les phases de gemnation.

Évolution de la muraille du calice initial au cours de la division

Tous les éléments radiaires qui ne sont pas impliqués dans le cloisonnement de la cavité générale primaire poursuivent leur croissance dans les calices secondaires résultant de l'apparition du massif de sclérenchyme axial. Les lames radiaires proprement dites ne sont pas affectées par le processus de division.

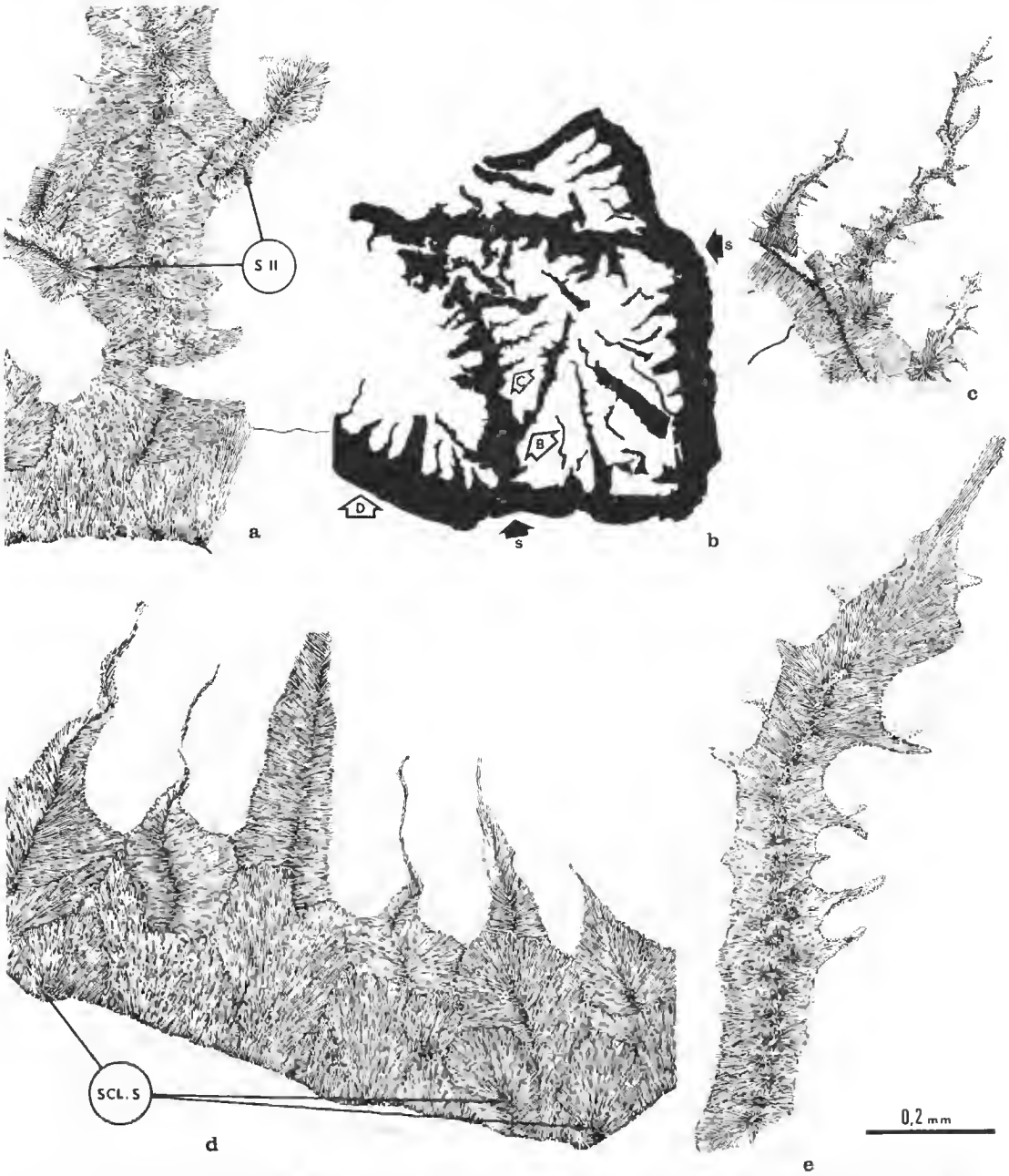


Fig. 26. — Structure des septes et de la muraille chez *H. leonhardi* au cours de la division. a, schéma général : section transversale d'un des calices résultant du processus analysé par la figure précédente : S, septes majeurs primaires (dans les flèches, position des structures figurées en b, c, d) ; b, muraille primaire et septe majeur initial sur lequel s'insèrent les bases des septes relatifs aux calices secondaires (S II) : c, septes secondaires formés de très petits sclérodermites parfaitement centrés ; d, structure de la muraille (noter la présence de sclérodermites supplémentaires, sans rapport avec une quelconque structure septale ; comparer avec la figure 23c : muraille en phase de croissance normale) ; e, structure d'un autre septe secondaire et développement de l'ornementation septale sous forme d'épines courbes très fortes apparaissant seulement au moment de la gemnation.

Les régions thécales ne subissent pas de modifications structurales profondes mais, par suite de l'augmentation des dimensions de la cavité générale, on observe l'apparition de sclérodermites totalement indépendants des éléments radiaires (cf. fig. 26 d). Cette observation fournit donc une nouvelle preuve de l'aptitude de cette espèce à édifier ou compléter une structure thécale sans intervention des septes.

Conclusion

L'étude des modalités de la gemnation met en évidence les points suivants, apparus successivement au cours du processus décrit ci-dessus :

— le cloisonnement de la cavité générale primaire se fait par mise en place d'un massif de sclérenchyme fibreux qui se substitue progressivement aux éléments radiaires sur lesquels il s'appuie ;

— la structure initiale de ce massif est identique à celle de la muraille primitive, telle qu'on peut l'observer dans les premiers stades du développement de l'espèce : faisceaux aigus de fibres orientées vers les centres des calices qu'ils contribuent à délimiter ;

— par suite du développement des éléments radiaires néoformés, la structure fibreuse indifférenciée du massif de sclérenchyme axial se trouve remplacée par une structure de type septo-thécal.

Position systématique de ce type structural

Le genre *Hexastraea* utilisé par Volz pour classer l'espèce ci-dessus a été remplacé par un nouveau terme générique créé, en 1937, par J. W. Wells : *Protoheterastraea*, dont le sens laisse clairement apparaître les rapports que l'auteur de ce terme établit entre les formes du Trias et *Heterastraea* Tomes, 1888. Ce remplacement est justifié par l'emploi du terme *Hexastraea* par Sismonda (1871), mais il est évident que les relations phylétiques proposées par Wells sont à réexaminer en fonction des indications microstructurales consignées ci-dessus. Quel que soit le résultat de cette comparaison, la validité du genre ne peut s'en trouver affectée.

Quant à la position du genre *Protoheterastraea* parmi les Stylophyllidae, il ne subsiste par contre aucune ambiguïté : tous les éléments constitutifs de ce polypier mettent en évidence les profondes différences structurales qui le séparent des Stylophyllidae examinés précédemment :

— la morphologie, l'ornementation et la structure des éléments radiaires sont sans aucun rapport avec ce qui a été décrit dans les genres précédents ;

— les processus ontogéniques ainsi que les modalités si particulières de la gemnation contribuent encore à accentuer ces différences.

A tous égards ce type structural doit donc être écarté d'une famille des Stylophyllidae telle qu'elle se dégage des caractères dominants du genre-type. Les données relatives à la morphologie des fibres du tissu squelettique, nous le verrons plus loin, confirment encore, si besoin était, l'individualité très accusée de ce type structural.

Genre **CYATHOCOENIA** Duncan, 1867

Créé pour des formes de l'Infra-Lias anglais, ce terme générique désigne, dans la description originale des colonies cério-dendroïdes, de petits polypiers à calices profondément déprimés. Leurs éléments radiaires montrent avec une grande netteté une bordure distale dissociée en un petit nombre de lobes : 5 à 6 pour les septes majeurs (cf. Duncan, pl. IX, fig. 7-8).

C'est sur la base de ces indications que Volz reprend (p. 93) la diagnose de ce genre. Après avoir montré qu'il lui semblait nécessaire de compléter les données de Duncan par des renseignements tirés des coupes longitudinales (aspect de la columelle et degré de dissociation septale chez les genres de structure voisine : *Astronoenia* et *Stephanocoenia*), Volz propose la diagnose suivante :

« Colonies massives dont les calices sont étroitement unis par leurs murailles épaisses, ou le plus souvent par un peu de cœnenchyme. Calices polygonaux ou circulaires lorsqu'il existe du cœnenchyme... Les septes sont édifiés par des trabécules horizontales, et sont dentés à leurs bords distaux, non confluents et pas très nombreux. »

Diagnoses spécifiques originales

Assez paradoxalement, les deux espèces que Volz introduisit à la suite de cette diagnose ne montrent pas de façon évidente leur correspondance avec le point fondamental de la diagnose générique ; dans les deux cas, la microstructure septale ne fait pas apparaître cette dissociation trabéculaire qui seule peut expliquer, en l'absence d'autre renseignement, la position de ce genre parmi les Stylophyllidae (cf. fig. 28 et 37, pl. XI de Duncan).

Cyathocoenia andreaei (pl. XI, fig. 26-28)

« Développement en colonies compactes. Calices en contact, cœnenchyme rare. Diamètre 1,5-2 mm.

Septes minces en nombre modéré : de 12 à 14 répartis en deux ordres, finement dentés à leur bord distal. Dans leur plan médian on observe une rangée de centres de calcification : 12 à 15 par septe pour un calice de 2 mm de diamètre.

Les septes sont édifiés par des trabécules en contact, individualisées seulement à leur bord interne. Le diamètre des trabécules est de 70 à 80 μ. »

Observations

Pour imprécise que soit cette description, elle met néanmoins en évidence des indications structurales qui concordent mal avec la structure des Stylophyllidae précédents, en particulier si l'on compare les résultats de l'analyse des septes.

Ici, les éléments radiaires sont fondamentalement entiers, édifiés par de très petites trabécules (70 à 80 μ), dont les centres sont bien visibles à la périphérie des sections (cf. Volz, fig. 28). Les trabécules sont, en effet, verticales à la périphérie des septes, puis elles s'infléchissent ensuite axialement pour se dissocier seulement à la bordure interne,

où elles apparaissent alors comme de très courtes épines. Ce schéma structural ne correspond en rien à celui qui s'est dégagé des formes types de Stylophyllidae ; le diamètre des trabécules, leur disposition et leur trajet sont complètement différents.

Par contre, il est intéressant de noter que les structures décrites par Volz au sujet de *Cyathocoenia andreaei* concordent très exactement avec celles que l'on peut observer chez *Coelocoenia decipiens* Laube, 1865.

Validité du terme *Cyathocoenia andreaei*

Au cours de la description de cette espèce, Volz a signalé la possibilité pour cette forme de mettre en place entre les polypiérites un tissu interstitiel peu abondant. Cette éventualité, d'un intérêt intrinsèque très secondaire, s'avère bien plus significative si l'on considère :

— que l'espèce en question a été érigée sur un seul fragment de colonie ;

— que les colonies de *Coelocoenia decipiens* chez lesquelles le cœnenchyme est normalement présent peuvent en être dépourvues sur des secteurs assez importants (de l'ordre du cm²) ;

— qu'enfin, l'analyse structurale de *Coelocoenia decipiens* fait apparaître des éléments de similitude très nombreux avec *Cyathocoenia andreaei* (cf. p. 271 à 274).

Cyathocoenia milchi (pl. XI, fig. 29-31)

« L'espèce se distingue de toutes les précédentes par la petitesse de ses calices, qui ne dépassent jamais le diamètre de 1 mm. La gemmation n'est jamais compacte, les polypiérites conservant entre eux un espace dans lequel apparaissent les nouveaux individus.

Les septes sont courts et forts, leur arrangement quasi pentaméral.

Leur nombre varie de 5 à 10. Ils montrent nettement un " urseptum " dont la structure est identique à celle de la lame murale. »

Observations

Pour cette espèce, la différence avec les Stylophyllidae typiques est encore bien plus nette que pour la forme précédente. La structure en « urseptum », corrélative d'une absence totale de dissociation septale exclut absolument cette espèce de la famille des Stylophyllidae dans laquelle elle fut rangée par Volz.

La confrontation de ces deux diagnoses spécifiques fait également apparaître les différences structurales importantes des deux espèces ci-dessus, qui n'ont en commun que leur petite taille et le nombre restreint de leurs éléments radiaires.

Caractères microstructuraux des espèces *C. andreaei* et *C. milchi*

Généralités

Ces termes spécifiques sont fondés chacun sur un seul spécimen fragmentaire. Ils ont tous deux disparu des collections de la Bayerische Staatssammlung où ils avaient été déposés par Volz. C'est donc à partir de spécimens du Sett-Sass et de Seelandalp que sont établies les descriptions ci-dessous.

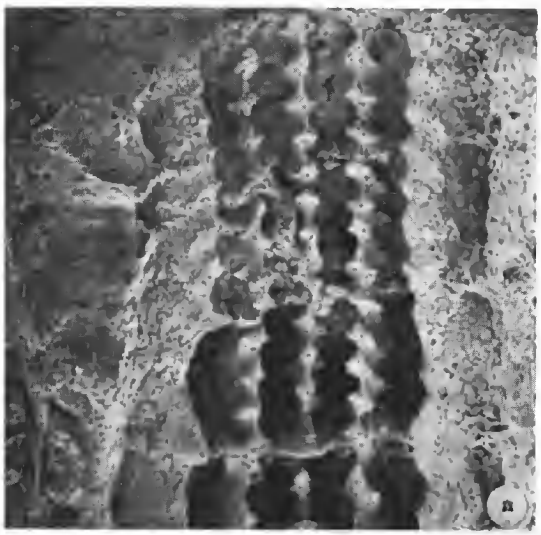
Cette situation entraîne également que, seul, *C. milchi* peut faire l'objet d'une comparaison relativement rigoureuse, car les particularités morphologiques mises en évidence par Volz sont suffisamment accusées pour éviter toute incertitude quant à l'attribution à cette espèce des nouveaux échantillons récoltés.

Par contre, pour la première des espèces citées par Volz, *C. andreaei*, l'examen des récoltes relatives aux gisements-types n'a pas permis d'établir en toute certitude la similitude d'un spécimen avec les descriptions de Volz. Au contraire, l'étude d'importantes colonies de *Coelocoenia decipiens*, dont certaines régions présentent une disposition purement céroïde des polypiérites, suggère qu'il s'agit probablement, dans l'unique fragment utilisé par Volz pour la description originale, d'une distinction injustifiée. Pour cette raison, la révision de *Coelocoenia decipiens* prend nécessairement place ici, préalablement à toute comparaison, et ceci bien qu'aucun auteur ne l'ait classée dans les Stylophyllidae.

Révision de *Coelocoenia decipiens* (Laube)

L'espèce édifie des colonies importantes (1 à 2 dm) en masses irrégulièrement noduleuses, formées de petits polypiérites dont le diamètre maximal atteint 2,5-3 mm.

L'original de Laube, conservé au Geol. Bund. de Vienne (n° 4396), reproduit *in* Volz (pl. X, fig. 5), ainsi que les figurations de détail et les notations morphologiques des auteurs fournissent une représentation convenable de l'espèce.



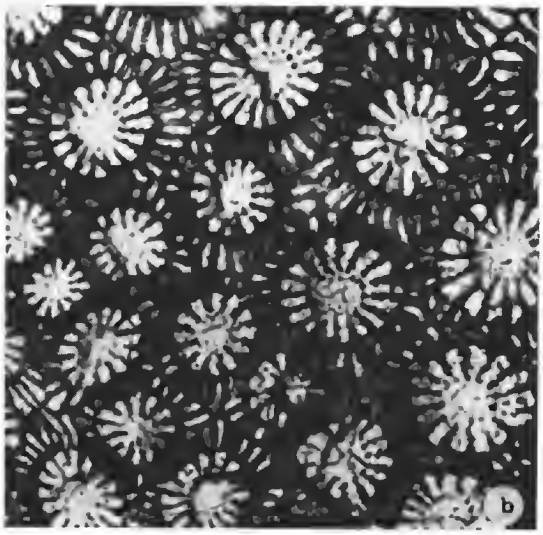


Fig. 27. — *Coelocoenia decipiens*. a, vue longitudinale d'un calice : bordures internes des septes terminées par des épines inclinées, aboutissement des carènes latérales (G. : 30 ×) ; b, coupe transversale montrant le développement de l'anneau sclérenchymateux. (Son interprétation comme muraille vraie explique le terme de « cœnenchyme » utilisé par Volz pour désigner les structures qui se trouvent entre les anneaux voisins.) (G. : 12 ×.)

Structure septale de *Coelocoenia decipiens*

Les éléments radiaires sont formés de trabécules petites et bien centrées, au nombre de 8 à 10 par septe. Légèrement comprimées radiairement, leurs dimensions moyennes en section transversale sont de 50 μ de large et 80 μ de plus grand axe (ce dernier étant perpendiculaire au plan septal). Ces trabécules sont étroitement accolées, sans lacunes entre elles. Seules se disjoignent les extrémités distales amincies en épines aiguës (fig. 27 a).

Les trabécules sont verticales à la périphérie des septes. Elles s'infléchissent distalement vers l'intérieur du lumen, mais de façon très progressive, de sorte qu'elles atteignent le bord distal avec une pente peu accentuée (45° environ). En rapport avec cette disposition

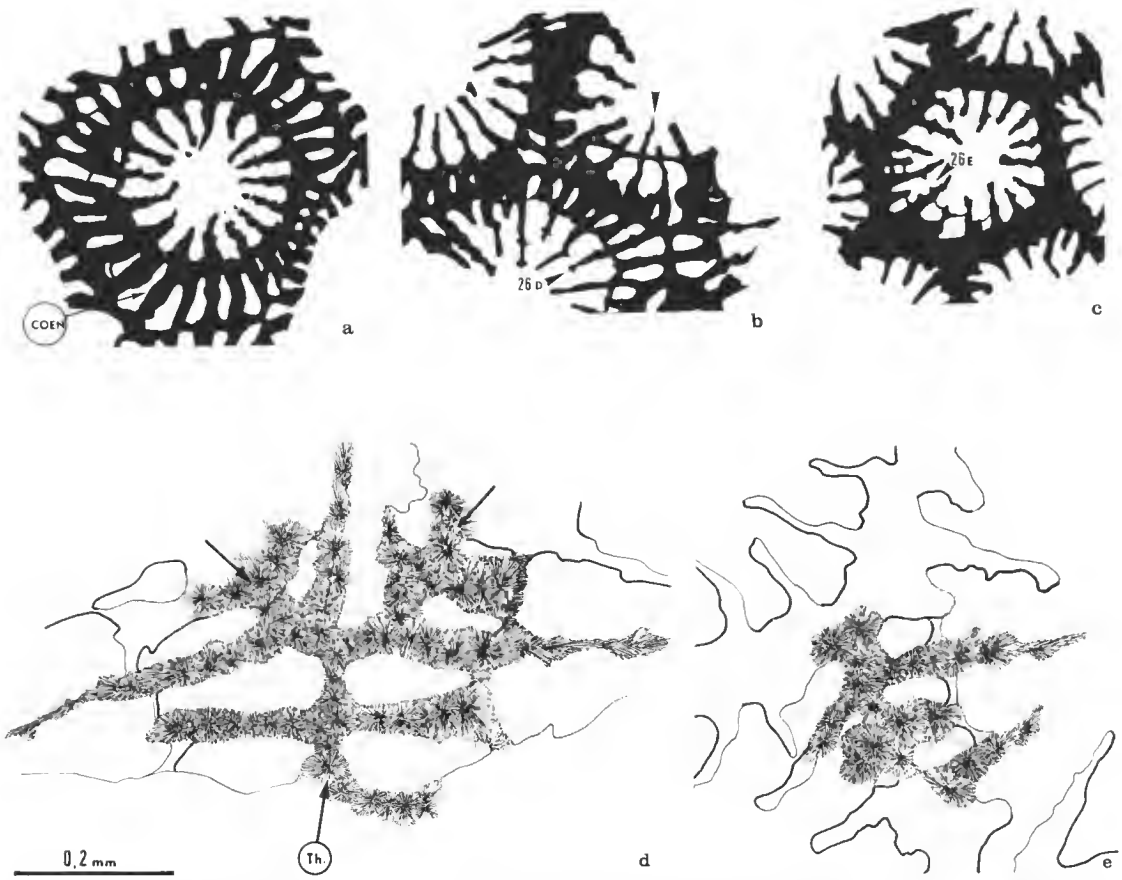


Fig. 28. — *Coelocoenia decipiens*. a, b, c, trois schémas de coupes transversales dans des calices d'une même colonie : a, morphologie typique : l'espace entre la pseudo-thèque interne et la muraille vraie périphérique est bien développé ; c'est le « cœnenchyme » décrit par Volz ; b, calice à disposition irrégulière ; c, calice dont les caractéristiques (nombre des septes et des trabécules, muraille cérioïde) correspondent aux indications de Volz concernant *Cyathocoenia andreaei*.

d, e, microstructure correspondant aux figures 28b et c : les dimensions, formes et rapports des trabécules sont identiques.

des trabécules, les bords distaux des éléments radiaires sont finement dentés, de même que les bordures internes auxquelles ils passent progressivement.

Également en liaison avec l'aspect épineux des extrémités trabéculaires, les sections obliques par rapport à l'axe de croissance, et plus encore les sections longitudinales, peuvent couper les extrémités distales de plusieurs trabécules successives d'un même septe, et donner alors l'impression que la bordure interne des éléments radiaires est poreuse. En fait (cf. fig. 27 a), il n'existe pas de pore vrai, en tant qu'orifice entièrement circonscrit. Les sections bien perpendiculaires à l'axe des polypiérites montrent d'ailleurs le plus souvent un bord distal entier, ou pourvu d'une seule section d'épine en direction axiale (fig. 27 b).

Septes majeurs et mineurs — Notion de « cœnenchyme »

La répartition des septes en deux ensembles est parfaitement mise en évidence, sur les sections transversales, par la présence quasi constante d'un anneau de sclérenchyme fibreux qui réunit les bords internes des septes mineurs et les régions moyennes des septes majeurs. Cet anneau constitue donc une « muraille interne » qui représente la caractéristique morphologique principale de l'espèce.

L'examen des sections transversales de chaque polypiérite d'une colonie montre que, néanmoins, cette disposition n'a rien de fondamental ; dans toutes les régions où la multiplication végétative est importante, prévaut une disposition subcérioïde, parfois même purement cérioïde (cf. fig. 28 c). Les septes mineurs ont alors leur bord interne entièrement libre, tandis qu'un dépôt de sclérenchyme épaissit la structure thécale, accentuant l'aspect cérioïde des sections.

A mesure que les directions de croissance légèrement divergentes des polypiérites libèrent entre eux un espace suffisant, le sclérenchyme périphérique devient plus lacuneux (cf. fig. 28 b), pour aboutir à la disposition réputée spécifique figurée en 28 a. Dans ce dernier cas, la continuité des éléments radiaires majeurs à l'extérieur de l'anneau de sclérenchyme établit clairement que celui-ci a valeur de structure endothécale et nullement de muraille vraie.

Le terme de cœnenchyme désignant un tissu extra-thécal est donc inadapté pour désigner l'ensemble des éléments squelettiques situés à l'extérieur de l'anneau sclérenchymateux.

Structure de la muraille

Celle-ci paraît formée de trabécules identiques à celles des septes, de direction générale verticale. Elles sont, comme dans les septes, étroitement en contact sur toute leur longueur, édifiant ainsi une muraille parfaitement compacte. Cette thèque peut néanmoins être extrêmement fine (réduite à une seule épaisseur de trabécules jointives, elle ne mesure alors que 70 à 80 μ d'épaisseur). Rappelons que, malgré son importance morphologique pouvant paraître secondaire vis-à-vis du développement de l'anneau sclérenchymateux, c'est elle seule qui représente la structure thécale vraie.

A souligner également, la continuité structurale entre les éléments radiaires et la muraille qui permet d'appliquer à celle-ci le terme d'archaeothèque. En effet, l'identité structurale signalée ci-dessus entre éléments radiaires et murailles est accentuée par le parallélisme des trabécules qui les édifient. On passe ainsi de façon continue de l'une à l'autre de ces structures.

Gemnation

Les sections sériées montrent que la gemnation de *Coelocoenia decipiens* se produit dans la zone périphérique des calices, entre l'anneau de sclérenchyme et la muraille. Les stades initiaux de l'ontogenèse se succèdent très rapidement (la différenciation des calices secondaires est achevée sur 3 mm de croissance environ). La différenciation progressive de l'anneau sclérenchymateux conformément à la description ci-dessus apparaît très clairement au cours de l'étude de ce processus.

Conclusion

Cette rapide révision de *Coelocoenia decipiens* met en évidence des caractères qui permettent d'établir une comparaison précise avec les indications de Volz concernant *Cyathocoenia andreaei*. Rappelons que, compte tenu des circonstances de l'établissement de la diagnose de cette espèce (cf. ci-dessus p. 269), la comparaison ne porte que sur la description qu'en donne Volz et les régions de *Coelocoenia decipiens* où la multiplication végétative est suffisamment rapide pour donner à la colonie un aspect cérioïde. On observe alors :

— une identité des structures septales : trabécules centrées, verticales à la périphérie et infléchies distalement vers l'axe ;

— un nombre et une disposition des septes concordants ;

— une endothèque exclusivement tabulaire dans les deux cas.

Ajoutant à cela une complète similitude des dimensions, ils semble qu'on soit fondé à faire tomber en synonymie l'espèce en question avec *Coelocoenia decipiens*.

Cyathocoenia milchi Volz, 1896
(p. 94, pl. XI, fig. 29-31)

L'espèce édifie des colonies de très petite taille : 1 à 2 cm. Les polypiérites ont un très faible diamètre (1 mm au maximum) et ne sont jamais étroitement en contact. La description et les figurations de Volz relatives à la morphologie et la coupe transversale de ces polypiers mettent bien en évidence le nombre restreint, la morphologie et la disposition des éléments radiaires. A eux seuls, comme il a été signalé, ces caractères suffisent à prévenir tout risque de confusion quant à l'attribution d'un spécimen à cette espèce.

Observations complémentaires

Morphologie des polypiérites : Outre la costulation longitudinale résultant de l'inflexion des lames archaeothécales (cf. p. 275 : microstructure), les polypiérites de *C. milchi* présentent à intervalles réguliers des expansions latérales distantes de 0,10-0,15 mm. Ces expansions forment autour des polypiérites des collerettes continues superposées. La figure 29 a donne une coupe longitudinale de ces structures dont l'histologie est décrite ci-dessous.

Microstructure

En coupe transversale, la muraille apparaît composée de deux couches superposées, concentriques, d'épaisseurs différentes (fig. 29 c) :

— vers l'intérieur, une couche très épaisse de lamelles à disposition concentrique, bien développée entre les éléments radiaires sur lesquels elle s'appuie en se biseautant complètement (T. int., fig. 29 c) ;

— une couche externe fibreuse (T. ext.) dont l'épaisseur ne dépasse pas 25 μ, et dont les inflexions produisent les structures essentielles du polypiérite. On observe ainsi :

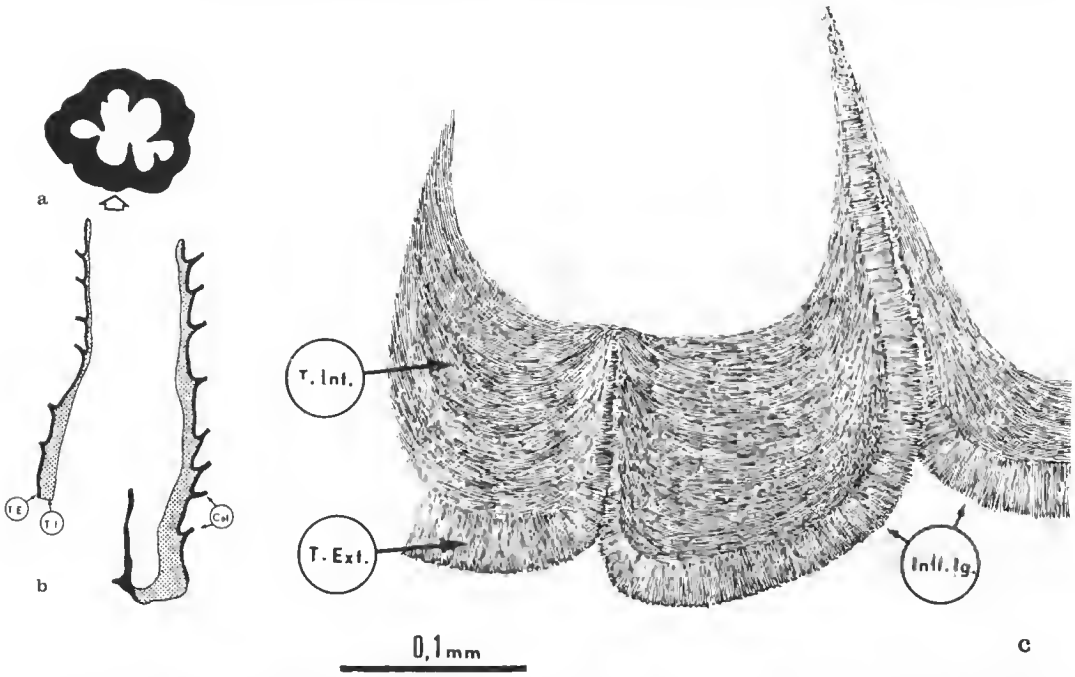


Fig. 29. — *Cyathocoenia milchi*. a, schéma d'une coupe longitudinale (noter les expansions latérales de la thèque externe [T. E.] formant les collerettes superposées [Col.]) ; b, schéma d'une coupe transversale ; c, microstructure correspondante (flèche en 29b). (Noter les proportions relatives de la thèque interne et externe et les inflexions de cette dernière pour former les éléments radiaires [Infl. lg.].)

— les inflexions dirigées vers l'axe du polypiérite, qui se manifestent à l'extérieur par la présence de gouttières longitudinales rectilignes, et qui forment les septes ;
— les inflexions transversales régulières vers l'extérieur produisant les collerettes superposées, bonne caractéristique morphologique de l'espèce.

Pratiquement, il y a absence totale d'endothèque ; on peut seulement observer sur les sections des traces de structure tabulaire, mais rares et irrégulières.

Gemmation

Elle est intracalicinale. Elle se manifeste par le détachement latéral d'un polypiérite cylindrique dont la structure à deux couches est immédiatement identique à celle du polypiérite initial, mais qui ne possède aucune différenciation radiaire. Compte tenu de la petite taille des polypiérites et surtout du tracé extrêmement sinueux des polypiérites secondaires au moment de leur apparition, les modalités d'apparition des septes n'ont pu être précisées.

Position de ces deux espèces dans le genre *Cyathocoenia* et parmi les Stylophyllidae

Aucune des deux espèces ci-dessus ne présente de caractère susceptible de justifier leur maintien dans le genre *Cyathocoenia*, tel qu'il ressort des descriptions et figurations originales.

La première, *C. andreaei*, est un synonyme de *Coelocoenia decipiens*, forme dont les septes finement dentés, à trabécules très petites, ne correspondent pas aux bords septaux largement ondulés figurés par Duncan.

La structure de la seconde forme, *C. milchi*, peut encore moins être comparée aux figurations relatives à *Cyathocoenia*. Le nombre et la disposition des septes, leur structure dépourvue de toute différenciation trabéculaire, la double enveloppe thécale ne peuvent se rapprocher de la description de Duncan.

La position de ces deux espèces parmi les Stylophyllidae ne peut également être maintenue par l'opposition des caractères structuraux suivants :

Stylophyllidae	*Coelocoenia decipiens* = *Cyathocoenia andreaei*	*Cyathocoenia milchi*
Septes plus ou moins dissociés en un nombre réduit d'éléments alignés ou non, de grande taille : 1 à 3 mm de diamètre : épines septales.	Éléments radiaires à trabécules petites : 70 à 80 μ de diamètre.	Septes à structure fibreuse continue, édifiés par une double inflexion de la lame thécale externe.
Épines septales infléchies, à concavité dirigée vers le haut (elles arrivent verticalement dans l'axe du lumen).	Trabécules infléchies à concavités dirigées vers le bas (elles sont verticales à la périphérie et fortement inclinées dans l'axe du polypier).	
Muraille de type parathécal par emboîtement de tabulae concaves vers le haut.	Muraille archaeothécale par continuité avec les structures septales.	Muraille double : thèque interne de valeur parathécale, thèque externe, archaeothécale.

Ces deux types structuraux ne peuvent non plus prendre place au côté du genre *Protoheterastraea* = *Hexastraea* Volz, tel qu'il est maintenant connu. On ne retrouve en rien, ici, l'équivalent des structures radiaires complexes qui en constituent la principale caractéristique.

Enfin, ces deux espèces diffèrent entre elles par des caractères qui dépassent largement en importance une distinction d'ordre générique ; la structure en fines trabécules parfaitement centrées de *C. andreaei* n'a aucun rapport avec la structure fibreuse continue de *C. milchi*. A cette différence déjà fondamentale, s'ajoutent les caractères différentiels tirés de la structure thécale.

Conclusion

Le terme générique *Cyathocoenia* ne peut donc conserver les deux espèces triasiques qu'il renfermait jusqu'ici.

Cyathocoenia andreaei disparaît complètement par son rattachement à *Coelocoenia decipiens*.

Pour *Cyathocoenia milchi*, dont les caractéristiques morphologiques, microstructurales et histologiques sont extrêmement accusées, aucun taxon préexistant ne peut être utilisé.

Proposition de terme générique

Pour désigner ce type structural dont les septes résultent de l'inflexion de la lame théale externe, le terme *Elasmophyllia* est proposé, avec comme espèce-type, et actuellement unique, *E. milchi* (Volz).

Genre **COCCOPHYLLUM** Reuss, 1864
(p. 165, pl. I, fig. 1)

Diagnose originale

« De ce singulier anthozoaire, qui ne se laisse classer dans aucun genre actuellement connu, n'existe qu'un fragment de polypier dont les coupes verticales et horizontales permettent de reconnaître suffisamment les caractères.

Il consiste en prismes polygonaux jointifs, qui semblent assez régulièrement hexagonaux, de tailles très différentes : les plus gros ont 9 mm de diamètre, les plus petits 4 mm. Les calices les mieux conservés montrent nettement en coupe verticale la limite avec les calices voisins. La face interne des murailles est couverte de 24 crêtes peu accentuées, un peu irrégulières et parallèles, qui parcourent toute la longueur du tube et portent des rangées de gros granules. Ces crêtes noduleuses représentent les septes dont le développement demeure rudimentaire.

La cavité des polypiérites est pourvue de cloisons transversales peu rapprochées, mais en disposition très irrégulière. Ces cloisons sont le plus souvent faiblement concaves vers le haut. Cette concavité n'est que rarement importante.
Pas de trace de columelle. »

Résultats de l'étude de Frech

Bien que portant sur un nombre beaucoup plus grand de spécimens, les précisions apportées par Frech (1890 : 88) ne concernent que des points secondaires :

— irrégularité du nombre des septes et de leur disposition ;

— mauvaise conservation générale des structures fines.

Frech reconnaît toutefois à ce genre une structure septale en « épines septales fusionnées », sans expliciter davantage ce terme. Outre les compléments à la diagnose générique, Frech complète le chapitre relatif à ce genre par la description d'une forme nouvelle, *C. acanthophorum*, propre au gisement de Fischerwiese.

C'est à partir d'échantillons issus de ce gisement et des spécimens conservés à la Bayerrische Staatssammlung de Munich (nº AS XII 144 à 146) que sont établies les indications complémentaires suivantes.

Coccophyllum sturi Reuss, 1864
(p. 165, pl. I, fig. 1)

Structure des crêtes septales, archaeothèque, continuité entre l'endothèque et la muraille

En lames minces transversales, les crêtes septales se présentent comme de courtes inflexions issues de la structure thécale, régulièrement superposées. Leur caractère fondamental est l'absence de toute différenciation trabéculaire et, corrélativement, la continuité histologique qui existe entre les régions proprement thécales et celles qui, après une inflexion plus ou moins accentuée, donnent naissance aux crêtes septales. Là encore, cette continuité caractérise strictement une structure archaeothécale.

Les faisceaux fibreux, de direction générale radiaire, prennent une disposition convergente dans les inflexions septales, et semblent alors issus d'un « centre de calcification » situé à la périphérie. C'est probablement cette structure que Frech désigne sous l'expression : « épines septales fusionnées ».

Néanmoins, la structure en couches stratifiées reste toujours visible (fig. 30 a et b).

Affinité de *C. sturi* avec les formes classées dans le genre *Stylophyllum*

Les données morphologiques corroborées par les indications microstructurales ci-dessus suggèrent qu'il existe de réelles affinités entre l'espèce en question et certains *Stylophyllum*, particulièrement *S. polyacanthum*.

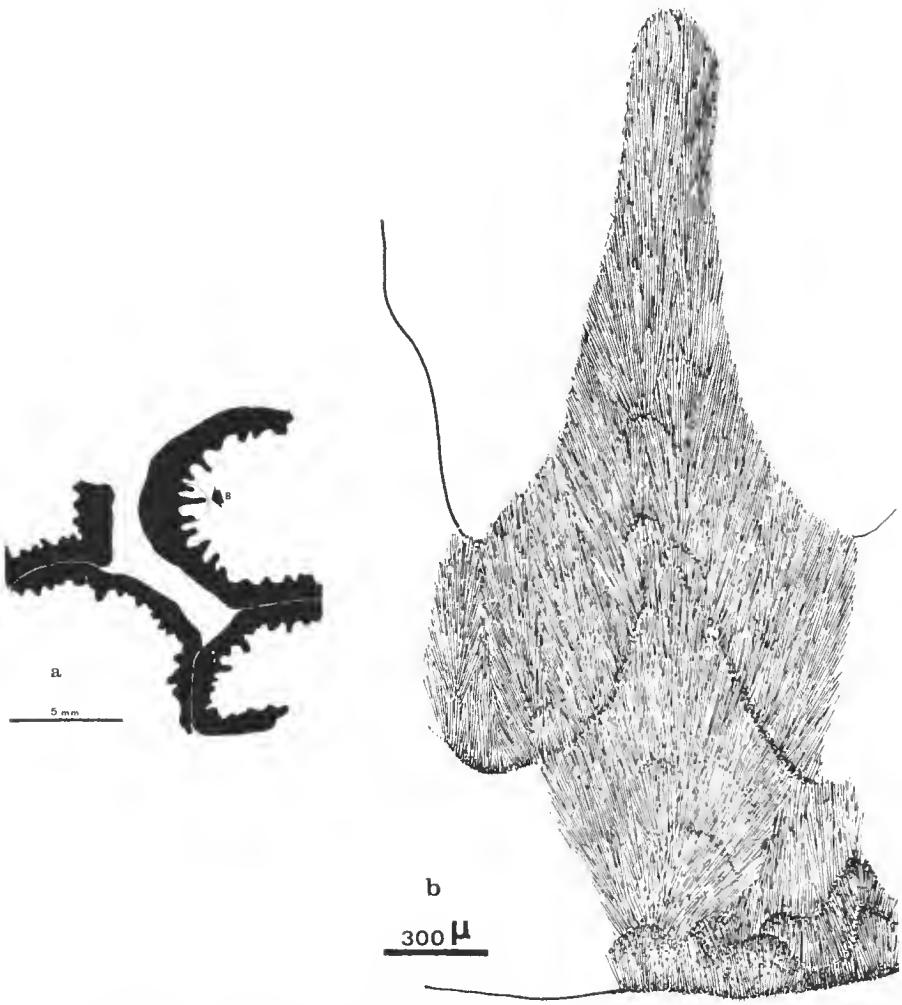


Fig. 30. — *Coccophyllum sturi*. a, schéma d'une coupe transversale dans des polypiérites voisins ; b, microstructure correspondante (noter la structure en couches superposées, analogue à celle observée chez les *Stylophyllum*).

On relève, en effet, en premier lieu, la similitude de structure générale, caractérisée par la mise en place de l'ensemble du squelette à partir de faisceaux de fibres subparallèles, de direction radiaire. Cette continuité histologique entre des régions du squelette habituellement individualisées a constitué un élément fondamental de la diagnose des *Stylophyllum*.

La comparaison peut également porter sur l'aspect très particulier de l'appareil septal : on doit naturellement noter la différence que constitue la très faible dissociation des crêtes septales de *C. sturi* (simples nodules proéminents au bord interne), alors que les structures homologues de *Stylophyllum polyacanthum* sont de très fortes épines traversant toute la cavité générale (cf. p. 225). Il s'agit pourtant là d'une simple différence de degré, le mode d'édification de l'appareil septal demeurant identique.

Les éléments tabulaires de l'endothèque ne diffèrent également chez ces deux formes que par leur plus ou moins grande concavité, mais sont, chez l'une et l'autre, en continuité avec la structure archaeothécale.

Si l'on ajoute à cela les similitudes portant sur la morphologie des polypiérites et les dimensions des colonies, on établit entre ces deux formes un faisceau de ressemblances justifiant leur classification dans le même genre.

Coccophyllum acanthophorum Frech, 1890
(p. 89, pl. XX, fig. 4-11)

En l'absence des échantillons originaux, les indications ci-dessous ont été relevées sur des topotypes récoltés à Fischerwiese, où cette forme semble plus rare que le texte de Frech ne le laisse prévoir. Néanmoins, l'homogénéité des caractères morphologiques et microstructuraux relevés chez les neuf colonies récoltées, et leur très bonne concordance avec les figurations de Frech ne laissent place à aucune ambiguïté quant à leur attribution à cette espèce (cf. fig. 31).

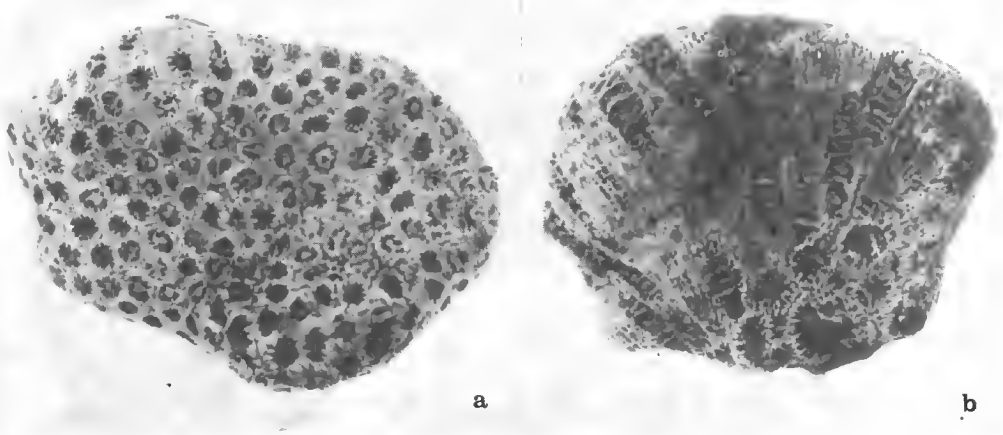


Fig. 31. — *Coccophyllum acanthophorum*. Face supérieure (a) et latérale (b) d'un spécimen typique (G. : 2 ×).

Morphologie

Colonies compactes de petits polypiérites jointifs, dont le diamètre ne dépasse pas 3 à 4 mm.

Les coupes transverses font apparaître des cavités générales circulaires dont la périphérie est découpée par des crêtes septales peu accentuées. L'essentiel des structures internes est constitué par une endothèque très dense et forte, exclusivement tabulaire. Les planchers présentent de façon générale dans l'axe du lumen une convexité très nette vers le haut, accentuée par un épaississement de la région axiale la plus convexe (cf. fig. 32 a et c).

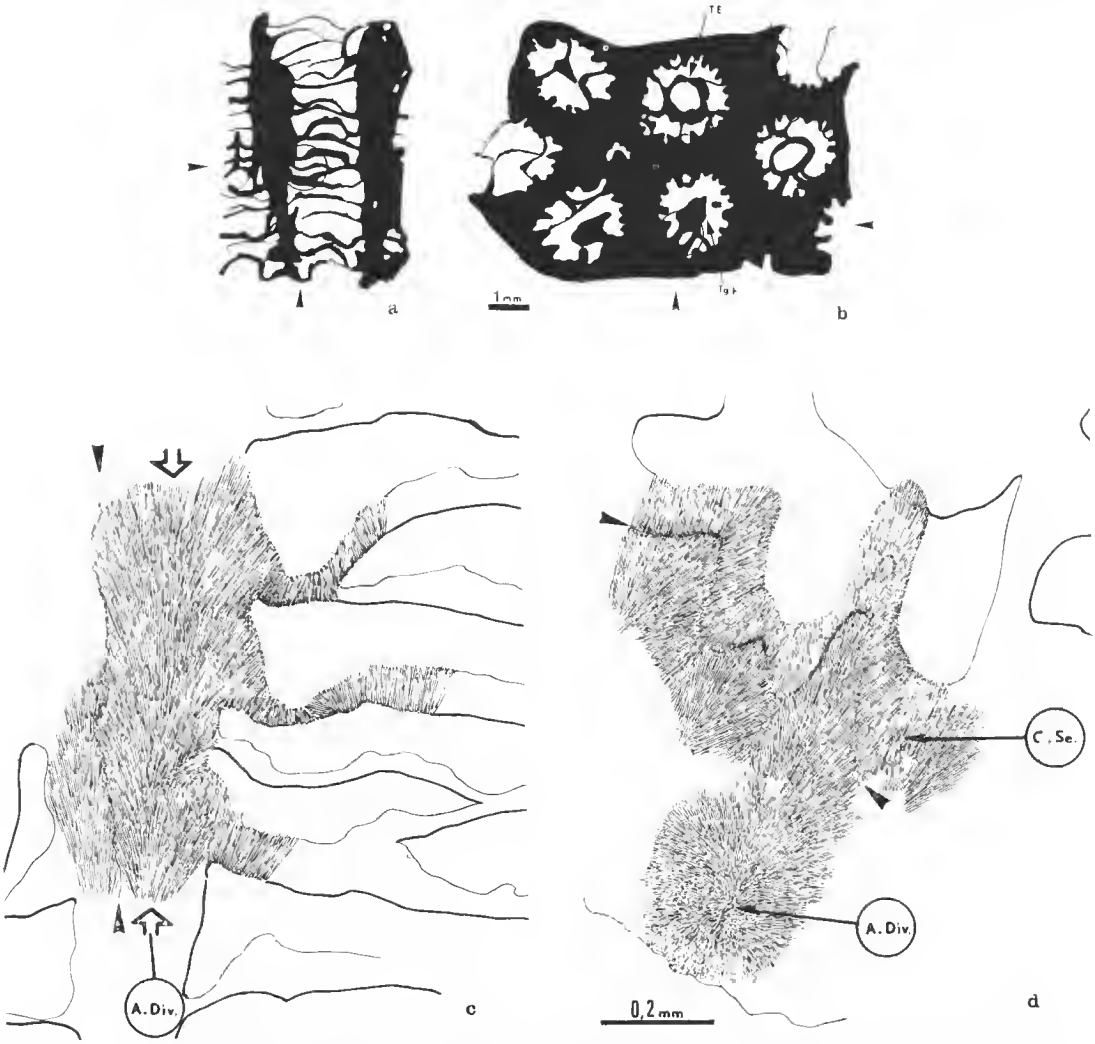


Fig. 32. — *Coccophyllum acanthophorum*. a et b, schémas de coupe longitudinale (a) et transversale (b) ; c et d, microstructures correspondantes (noter la position de l'axe de divergence (A. Div.), ainsi que la présence en position interne d'une couche fibreuse continue bien développée ici (C. Se.).

Clairement visibles en coupes longitudinales, ces structures sont également bien analysables en sections transversales, où les fréquentes figures circulaires que l'on observe correspondent aux coupes des planchers au niveau de l'inflexion axiale (cf. fig. 32 b et d).

Microstructure

Caractère structural fondamental, la structure thécale forte et compacte est due à une organisation nettement divergente des fibres des septes autour d'un axe virtuel situé à peu près au milieu de la muraille relative à chaque calice (fig. 32 : A. div.).

Cette structure permet donc de définir, pour chaque élément radiaire, une zone costale, non apparente morphologiquement par suite de l'étroit contact des polypiérites, mais décelable parfois par les sinuosités de la limite entre les calices, sur les échantillons érodés.

Cet axe de divergence constitue le seul indice de différenciation du tissu squelettique ; les septes sont, en effet, constitués uniquement de fibres jointives, jamais groupées en axes trabéculaires.

Ces éléments radiaires sont donc toujours compacts, et leur bord interne ne montre pas de trace de dissociation.

Gemmation

Les sections sériées montrent que la gemmation de cette espèce est extrêmement périphérique, peut-être même intercalicinale. Les figures obtenues jusqu'ici ne montrent pas de communication entre les cavités générales des polypiérites initiaux et secondaires.

Conclusion

La correspondance des structures observée entre *Stylophyllum polyacanthum* et *Coccophyllum sturi* ne permet pas en l'état actuel des données de préciser les rapports entre ces deux formes. Au niveau générique, par contre, la conclusion à laquelle nous a amené la comparaison des microstructures entraîne la disparition du terme *Coccophyllum* par le passage de l'espèce-type (*C. sturi*) dans le genre *Stylophyllum*. Ceci obligerait également à inclure la seconde espèce examinée ci-dessus (*C. acanthophorum*) dans un terme générique différent, mais à mon sens, l'usage du terme *Coccophyllum* peut être conservé en raison de la netteté avec laquelle est définie la seconde espèce du genre : *C. acanthophorum* (Frech). Il est donc proposé de la conserver comme espèce-type du genre.

Cette dernière présente, en effet, une individualité bien marquée. La structure thécale est ici réalisée selon le mode septothécal, rendu plus ou moins diffus par la présence d'éléments radiaires peu différenciés morphologiquement. L'interprétation dans ce sens est toutefois confirmée par la structure des septes majeurs chez lesquels la divergence des faisceaux fibreux autour d'un axe situé dans leur bordure périphérique est bien apparente. Cet élément se retrouve toujours dans les septes mineurs, même s'ils ne sont pas morphologiquement exprimés, confirmant ainsi leur nature septale.

Par ailleurs, l'inflexion générale des faisceaux fibreux, qui deviennent de plus en plus horizontaux vers l'axe du lumen, représente un élément différentiel important par rapport à la disposition relevée chez les Stylophyllidae typiques.

Sur plusieurs points donc, la structure du *C. acanthophorum* s'écarte de la définition proposée pour les Stylophyllidae. Ces différences confèrent à l'espèce en question une position très marginale (pour le moins) dans cette famille, situation qui peut n'être que provisoire, eu égard à la méconnaissance où l'on est encore de la plus grande part des données microstructurales pour les autres formes triasiques.

A noter toutefois la présence d'une couche secondaire, plus ou moins développée, recouvrant l'appareil septal en continuité probable avec l'endothèque (cf. fig. 32 d) et qui reproduit une disposition stylophyllide typique.

DONNÉES MINÉRALOGIQUES ET MORPHOLOGIQUES SUR LES CONSTITUANTS DU TISSU SQUELETTIQUE DANS LES GENRES ÉTUDIÉS

Généralités

Jusqu'à présent, les données histologiques relatives aux polypiers des Madréporaires n'entrent que pour une très faible part dans les diagnoses des genres, et même des taxons d'ordre supérieur. Néanmoins, et de façon paradoxale, l'importance des caractères histologiques est très généralement reconnue, puisque les données relatives à la morphologie et la minéralogie des tissus squelettiques participent à la définition des subdivisions majeures du groupe. Les termes classiques Tetra et Hexacoralla (fondés sur les modalités du développement de l'appareil septal) sont, en effet, mis généralement en corrélation avec les caractères histologiques suivants :

Tetracoralla : polypiers calcitiques. Éléments squelettiques (fibres, lamelles...) de grandes dimensions (fort diamètre).

Hexacoralla : polypiers aragonitiques. Fibres de faibles diamètres (toujours inférieur à un micron).

Comme la théorie actuelle admet que le remplacement des Tetracoralla par les Hexacoralla correspond strictement à la limite permo-triasique, on conçoit que les données histologiques peuvent se révéler précieuses pour l'analyse des rapports entre les deux groupes.

Or, malgré l'apparente netteté de l'opposition ainsi conçue, l'étude bibliographique montre que les renseignements précis sur cette question sont peu nombreux, et font complètement défaut aux périodes où précisément la systématique actuelle place la subdivision majeure de l'ordre des Madréporaires.

L'absence quasi complète des données a pour première explication les difficultés de l'observation et de l'analyse à l'échelle qui doit être envisagée pour ce sujet (la taille des éléments structuraux est toujours de l'ordre du micron). L'obtention de résultats en lames minces nécessite la réalisation de coupes ultra-fines (cf. Lafuste J., 1970), de façon à éviter la superposition de plusieurs unités cristallines comme c'est toujours le cas à l'épaisseur standard, et à permettre ainsi les mesures.

L'observation de surfaces naturelles ou de cassures au microscope électronique à balayage fournit également d'intéressants documents.

Outre cette difficulté relative à la taille des éléments histologiques, leur nature minéralogique elle-même constitue un obstacle à la connaissance et à l'utilisation des structures fines. L'instabilité de l'aragonite conduit généralement, par une recristallisation plus ou moins poussée en calcite, à une destruction du tissu squelettique.

Les gisements étudiés présentent l'intérêt de contenir des spécimens conservés en aragonite ; cette stabilité minéralogique exceptionnelle est très fréquente dans les formations de Saint-Cassian, moins constante dans les marnes de Zlambach. Cette excellente conservation donne l'assurance que les structures observées sont bien les dispositions originelles, ce qui est évidemment fondamental pour un essai de systématique fondé sur les données histologiques et microstructurales.

Bien que, comme on pourra le constater ci-dessous, les résultats soient de nature à être utilement intégrés dans les diagnoses, il a néanmoins semblé prématuré d'utiliser comme critère des informations encore trop rares et dispersées.

Résultats obtenus sur des représentants d'espèces étudiées dans ce travail : *Stylophyllum pygmaeum*, *Protoheterastraea leonhardi*, *Cyathocoenia milchi*, *Coelocoenia decipiens*, *Coccophyllum acanthophorum*

Tous ces polypiers sont en aragonite. Ce résultat a été obtenu sur les meilleurs échantillons des gisements cités, par diffraction X réalisée sur poudres à partir de fragments dégagés. Lorsque la taille des éléments structuraux ne permettait pas un dégagement complet, le broyat comportait également une proportion de calcite qui apparaît sur les diagrammes. La localisation de l'aragonite, dans ces cas, a été réalisée en utilisant la réaction de Feigl avec la composition suivante :

Eau : 100 cc, $SO_4 Ag_2$: 5g, $SO_4 Mn$, 1 $H_2 O$: 12g ; 2 gouttes sol. NaOH diluée.

Second point de concordance entre ces polypiers : tous, sauf *Cyathocoenia milchi*, sont entièrement fibreux, mais les dimensions des fibres sont échelonnées de 0,7 à près de 4 microns. On peut noter les résultats numériques suivants :

Coelocoenia decipiens (fig. 33 a) : moyenne des mesures 0,7 µ. C'est la plus faible des valeurs jusqu'à présent observées ; c'est aussi la seule qui s'avère d'un ordre de grandeur comparable aux observations de J.-P. Chevalier sur les Madréporaires actuels (encore leur est-elle un peu supérieure).

Protoheterastraea leonhardi (fig. 33 b) : diamètre moyen 2,8 µ. Valeur très supérieure aux données actuelles sur les Hexacoralla. Pourtant la conservation parfois très remarquable des spécimens et la régularité des structures garantissent la validité de cette mesure.

Coccophyllum acanthophorum (fig. 33 e) : 2,6 µ.

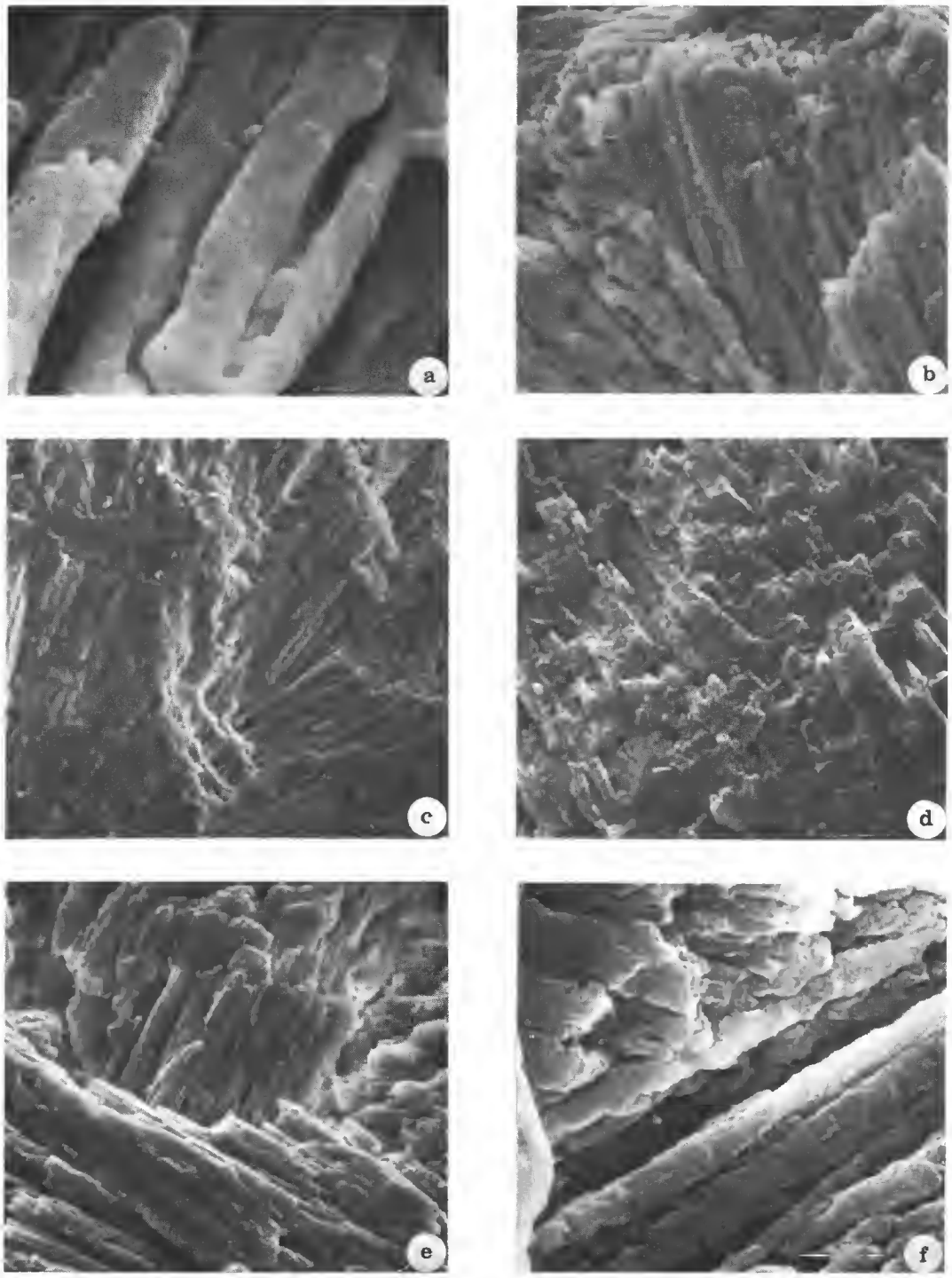
Stylophyllum pygmaeum (fig. 33 f) : 3,8-4 µ. Noter que ce résultat représente cinq à six fois l'ordre de grandeur du résultat obtenu chez la première espèce citée.

Signification systématique de ces résultats

On ne peut envisager, en l'état actuel des données, d'attribuer à ces valeurs une signification systématique autre que très générale. Il importe cependant de souligner qu'elles ont été obtenues à partir de spécimens dont la stabilité minéralogique a été contrôlée, ce qui permet de penser que les caractéristiques ci-dessus sont très proches des valeurs originelles.

Remarque sur la variabilité de la fossilisation

Il a déjà été signalé qu'en un même gisement la fossilisation des spécimens pouvait se révéler très variable ; à Fischerwiese, par exemple, certains polypiers sont encore quasi totalement en aragonite, alors que d'autres exemplaires sont entièrement recristallisés.


a
b
c
d
e
f

Les régions voisines d'un même spécimen peuvent également se présenter sous des états de conservation très différents. Deux exemples pris dans les espèces étudiées illustrent ce phénomène, et les implications qu'il peut avoir sur la mesure des caractères histologiques.

La figure 33 c montre la bordure interne d'un septe de *Protoheterastraea* (*Hexastraea*) *leonhardi*, celui-là même dont la bordure périphérique (région thécale) a fourni les meilleures images relatives à cette espèce. Alors que les fibres demeuraient nettement individualisées dans la figure 33 b, on peut constater que, dans la bordure interne, elles sont beaucoup moins apparentes et semblent groupées en faisceaux de façon plus ou moins indivise. On ne peut actuellement préciser les modalités de mise en place de ces structures fasciculaires. On ne peut même assurer que ces dispositions soient réellement secondaires, compte tenu de ce qu'on observe des structures analogues dans les polypiers de Madréporaires actuels récoltés vivants. Il reste à vérifier s'il ne s'agirait pas là d'un phénomène extrêmement précoce, pouvant affecter le tissu squelettique dans ses régions internes sans que soit nécessairement interrompue la croissance du polypier. L'état actuel des techniques devrait permettre de préciser si ces groupements apparents s'accompagnent d'un changement minéralogique. On peut penser, en effet, que, s'il s'agit bien là d'un premier stade de recristallisation, l'évolution de la localisation du strontium y est déjà sensible.

Le même phénomène a bien été observé chez *Stylophyllum pygmaeum* où, dans l'épaisseur des couches fibreuses successives, il est fréquent d'observer des fusions entre unités cristallines voisines.

Conclusion

Compte tenu des précautions prises pour les mesures (en rapport avec les observations ci-dessus), il est certain que dans la famille des Stylophyllidae, telle qu'elle est actuellement conçue, le diamètre des fibres squelettiques est très varié selon les espèces, le rapport des diamètres extrêmes enregistrés étant de 5-6 à 1.

Cette hétérogénéité est un élément intéressant, dans la mesure où elle confirme sur le plan histologique les résultats de l'analyse structurale des précédents chapitres.

L'importance des disparités observées accentue le caractère artificiel de ce taxon, même en limitant nos observations aux polypiers entièrement fibreux. Avec l'adjonction des résultats relatifs à *Cyathocoenia milchi* (fig. 33 d), dont la thèque interne est formée de lamelles concentriques d'épaisseur comprise entre 1,8 et 5 μ, l'ensemble se révèle tout à fait composite, et la nécessité de sa dissociation devient évidente.

FIG. 33. — Fibres et lamelles chez les Stylophyllidae. a, *Coelocoenia decipiens* (= *Cyathocoenia andreaei*) : diamètre 0,7 μ ; b, *Hexastraea leonhardi* : diamètre 2,8 μ (noter la bonne conservation de l'échantillon et comparer avec la figure 33c qui présente les fibres à l'extrémité du même élément radiaire : la conservation est beaucoup moins favorable) ; c, état des fibres dans une extrémité septale de *H. leonhardi* : il s'agit peut-être d'un regroupement comparable aux fibro-cristaux figurés par J. P. CHEVALIER (1971 : 16, fig. 2) ; d, lamelles de la thèque interne de *Cyathocoenia milchi* : épaisseur moyenne 2-3 μ (sur cette photographie, l'axe du polypiérite est sur une direction perpendiculaire à l'aplatissement des structures ; comparer avec la figure 29c) ; e, fibres de *Coccophyllum acanthophorum* : diamètre moyen 2,6 μ ; f, fibres de *Stylophyllum pygmaeum* : diamètre moyen 3,8-4 μ.

CONCLUSION

Il semble possible de rapprocher les traits structuraux qui paraissent fondamentaux pour chaque terme étudié, établissant ainsi un premier essai de diagnose. Compte tenu des limites de cette étude, il importe de souligner que ces propositions doivent être entendues comme des bases de travail et non comme des définitions formelles. Seule la mise en évidence des rapports entre les types structuraux définis dans les chapitres précédents et ceux qui apparaîtront dans les autres familles triasiques permettra de donner à l'ensemble des diagnoses proposées la cohérence qui leur fait défaut dans la systématique actuelle.

Genre *Stylophyllum* : polypiers édifiés par la mise en place répétée de lames fibreuses plus ou moins concaves. Ces lames superposées (en contact ou non par leurs bordures périphériques selon leur concavité) comportent des inflexions en « doigt de gant », dirigées vers le haut, en continuité histologique constante avec les lames concaves dont elles sont issues. Ces structures digitiformes sont toujours isolées les unes des autres, et leur disposition générale ne permet de noter aucun indice d'organisation en cloisons radiaires, sauf par l'examen des points d'insertion successifs.

Genre *Stylophyllopsis* : polypiers à organisation septale apparente. Les septes sont dissociés en trabécules qui ne montrent plus, sauf dans les premiers stades ontogéniques, la continuité histologique entre les structures radiaires et les autres éléments squelettiques. Le trajet des trabécules, en courbes à concavités dirigées vers le haut, est un trait constant chez les formes étudiées qui, par ailleurs, diffèrent beaucoup par le nombre et le diamètre de leurs trabécules, ainsi que par le degré de dissociation des éléments radiaires.

Genre *Protoheterastraea* (non *Heterastraea* Volz) : polypier dont les éléments radiaires majeurs comportent un système divergent bien caractérisé, inséré sur une muraille entièrement autonome du point de vue structural. Dans les périodes de croissance, cette structure thécale est édifiée par des sclérodermites bien individualisés dont le nombre correspond exactement à celui des septes, mais cette corrélation, pouvant se trouver supprimée dans les phases de gemmation et n'existant pas dans les stades ontogéniques précoces, n'a peut-être pas un caractère véritablement fondamental. Il est néanmoins très constant chez toutes les formes étudiées.

Septes mineurs extrêmement fins, mais la totalité de l'appareil septal est entièrement compact.

Espèce *Cyathocoenia andreaei* → *Coelocoenia decipiens* : polypiers coloniaux dont les polypiérites sont édifiés par des trabécules très petites (60 à 80 μ de diamètre), toujours parfaitement centrées. Les éléments radiaires sont entièrement compacts. Les trabécules sont verticales à la périphérie des calices, où elles passent en continuité à celles qui forment la muraille. Dans les septes, elles s'infléchissent progressivement vers la zone axiale.

Endothèque exclusivement tabulaire.

Espèce *Cyathocoenia milchi* → *Elasmophyllia milchi* : colonies dont les polypiérites résultent entièrement de l'évolution de deux lames concentriques :

— une lame externe fibreuse, dont les inflexions vers l'intérieur édifient les éléments radiaires ;
— une couche interne lamellaire, étroitement appliquée contre la face interne de la précédente, mais se biseautant complètement au niveau des septes majeurs.

Dans la couche externe, les fibres sont de direction générale radiaire. Dans la couche interne, au contraire, l'allongement des lamelles se fait selon une direction tangentielle.

Genre *Coccophyllum* (excl. *C. sturi*) : polypiers dont les septes peu différenciés présentent un seul axe de divergence, d'où semblent être issues les fibres qui ne sont jamais groupées en trabécules. Le tissu fibreux reste indifférencié.

La position périphérique de cet axe de divergence détermine l'apparition d'une muraille septo-thécale très forte, qui semble également une caractéristique majeure.

Ce tableau, mettant en évidence de très profondes différences structurales entre les termes qui le constituent, suffit à montrer combien leur groupement en une seule famille est peu susceptible de représenter leurs rapports réels.

Les deux premiers termes ont pour point commun la faible différenciation de leur tissu squelettique, surtout chez les *Stylophyllum*, réduits à la superposition de simples lames fibreuses pourvues d'inflexions digitiformes irrégulières. Cette forme étrange serait totalement isolée si les *Stylophyllopsis* (au moins certains d'entre eux) ne pouvaient s'interpréter, à partir du même modèle, par simple adjonction d'une régularité dans la disposition des inflexions conduisant à l'édification de structures septales apparemment plus normales. Cette interprétation ne préjuge en rien de la position relative de ces genres, quant à la différenciation éventuelle de l'un à partir de l'autre, évolution qu'il est impossible de préciser en l'état actuel des données.

La courbure générale des structures trabéculaires à concavité dirigée vers le haut constitue un caractère structural important qui marque à la fois, et de façon très accusée, la proximité de ces deux genres et leur éloignement des autres termes actuellement placés dans les Stylophyllidae.

En effet, malgré une structure également peu différenciée et une concordance géographique avec les deux genres précédents, le genre *Coccophyllum* (réduit à *C. acanthophorum* Frech) s'inscrit probablement dans un autre cadre. Les septes compacts dépourvus de différenciation trabéculaire, l'axe de divergence mis en évidence par la disposition de fibres représentent des caractères différentiels significatifs.

Si on pouvait néanmoins déceler dans l'endothèque de *Coccophyllum* des indices de rapprochement avec les deux genres précédents, les termes qui suivent offrent, au contraire, des différences très accusées sur la totalité de leurs éléments structuraux. Que l'on compare les deux lames thécales emboîtées de (*Cyathocoenia*) *Elasmocoelia milchi*, absolument aberrantes dans les résultats de l'analyse précédente, avec les structures septales très différenciées de *Protoheterastraea leonhardi* ou encore avec les caractères microstructuraux et histologiques très « modernes » de *Coelocoenia decipiens*, on obtient de toute évidence un assemblage tout à fait hétérogène.

Au terme de cette étude ne peut donc subsister que le groupement proposé initialement par Frech entre les genres *Stylophyllum* et *Stylophyllopsis*. Les adjonctions ultérieures d'espèces rapportées aux genres *Cyathocoenia* et *Hexastraea* ne peuvent être conservées. L'introduction du terme *Coccophylum* par Vaughan et Wells, qui avait achevé de donner à la famille des Stylophyllidae sa configuration actuelle, ne peut elle-même être maintenue après la confrontation de ses caractères histologiques et microstructuraux avec ceux du genre-type.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

ALLOITEAU, J., 1952. — Madréporaires post-paléozoïques. *In* : J. PIVETEAU, Traité de Paléontologie, I, Masson, Paris : 539-684.

BEST, M. B., 1968. — Notes on three common species of Madreporarian corals known as : *Caryophyllia smithi*, *Caryophyllia clavus*, *Coenocyathus dohrni*. *Bijdr. Dierk.*, Amsterdam, **38**: 17-21, 2 pl.

CHILINGAR, G., H. BISSEL et R. FAIRBRIDGE, 1967. — Carbonate Rocks. *In* : Developpements in Sedimentology, 9b, Elzevier Pub. Comp., Amsterdam.

CUIF, J.-P., 1965. — Sur les rapports des genres de Madréporaires *Montlivaltia* Lam. et *Thecosmilia* M. Edw. et H., et leur présence au Trias. *Bull. Soc. géol. Fr.*, 7e sér., **7** : 530-536.

DIENER, C., 1921. — Fossilium catalogus. I, Animalia, pars 13, Cnidaria triadica, Junk-Berlin : 1-46.

DUNCAN, P. M., 1866-1873. — A monography of the British fossil corals. *Pal. Soc. London*, 1re sér.

FRECH, F., 1890. — Die Korallenfauna der Trias. I : Die Korallen der Juvavischen Triasprovinz. *Palaeontographica*, Stuttgart, **37** : 1-116, pl. 1-21.

FUCHS, Th., 1904. — Einige Bemerkungen über die Abgrenzung der rhätischen Schichten von den tieferen Triasbildungen. *Verh. geol. Reichanst.*, Vienne : 293-297.

HAECKEL, E., 1896. — Systematische Phylogenie. II : Systematische Phylogenie der wirbellosen Tiere, Berlin, 720 p.

KLIPSTEIN, A., 1843. — Beiträge zur geologischen Kenntniss der östlichen Alpen. G. F. Heyer, Giessen.

KUNTH, A., 1869. — Beiträge zur Kentniss fossiler Korallen. 2 : Das Wachstumgesetz der Zoantharia rugosa. *Z. dt. geol. Gesell.*, **21** : 647-688.

LAFUSTE, J., 1970. — Lames ultra-minces à faces polies. Procédé et applications à la microstructure des Madréporaires fossiles. *C. r. Acad. Sci., Paris*, **270** : 679-681, pl. 1.

LAUBE G., 1865. — Die Fauna der Schichten von St. Cassian. I Abt. *Denkschr. Akad. Wiss. Wien*, **24** : 223-266.

LECOMPTE, M., 1970. — Die Riffe im Devon der Ardennen und ihre Bildungsbedingungen. *Geologica et Paleontologica*, **4**, : 25-71, 4 pl.

LOWENSTAM, H. A., 1963. — Biologic problems relating to the composition and diagenesis of sediments. *In* : T. V. DONELLY, The Earth Science-Problems and Progress in current Research, Univ. Chicago Press, Chicago Ill. : 137-195.

MILNE-EDWARDS, H., et J. HAIME, 1848. — Recherches sur les Polypiers. I : Structure et développement des Polypiers en général. *Annls Sci. nat.*, Paris, 3e sér., **9** : 37-89, pl. 4-6.

MÜNSTER, G. zu, 1839. — Beiträge zur Geognosie und Petrefaktenkunde des südöstlich. Tirols : 1-151.

MUTSCHLECHNER, G., 1932. — Geologische Karte des Gebietes zwischen St. Cassian und Buchenstein. *Jahrb. geol. Bundesanst.*, Vienne : 83, pl. VI.

PAPP, K., 1900. — Triaskorallen aus dem Bakony. Resultate d. wissenschaftl. Erforschung d. Balatonsee, I, *Paleontol. Anhang.*, Budapest.

POISSON, A., 1967. — Présence de Trias à faciès récifal dans le Taurus lycien, *C. r. Acad. Sci., Paris*, série D, 22 mai, **264** : 2443-2446.

PRATZ, E., 1882. — Über die verwandschaftlichen Beziehungen einiger Korallengattungen. *Palaeontographica*, Stuttgart, **29** : 81-123.

REUSS, A. E., 1864. — Über einige Anthozoen der Kössener Schichten und der alpinen Trias. Sitz. ber. *Akad. Wiss. Wien*, **50** : 153-167.

Sismonda, E., et G. Michelotti, 1871. — Matériaux pour servir à la paléontologie des terrains tertiaires du Piémont, *Riv. Ac. Sci. Torino*, 2e sér., **25** : 257-362, pl. 1-10.

Smith, J. P., 1912-1914. — The middle triassic marine invertebrate fauna of north Ameriea. *Unit. States Geol. Surv., Prof. papers*, **83**.

Spengler, E., 1914. — Untersuchung über die tektonisehe Stellung der Gosausehiehten. II. Das Beeken von Gosau. *Sber. Akad. Wiss. Wien*, Math. Natur. Kl., **123**.

Vinassa de Regny, P., 1915. — Triadisehen Algen, Spongien, Anthozoen und Bryozoen aus Timor. Paleontologie von Timor, Stuttgart, **4**.

Volz, W., 1896. — Die Korallen der Schichten von St. Cassian in Südtirol. *Paleontographica*, Stuttgart, **43**.

Wells, J. W., 1937. — New genera of reeent and fossil corals. *J. Pal.*, **11** : 73-77.

Zybrowius, H., 1970. — Étude qualitative et quantitative des salissures biologiques de plaques expérimentales immergées en pleine eau. *Tethys*, **2** (3) : 615-632.

Manuscrit déposé le 8 février 1972.

Bull. Mus. Hist. nat., Paris, 3e sér., nº 97, nov.-dée. 1972,
Seiences de la Terre 17 : 211-291.

Achevé d'imprimer le 31 juillet 1973.

IMPRIMERIE NATIONALE

2 564 004 5

Recommandations aux auteurs

Les articles à publier doivent être adressés directement au Secrétariat du *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*, 57, rue Cuvier, 75005 Paris. Ils seront accompagnés d'un résumé en une ou plusieurs langues. L'adresse du Laboratoire dans lequel le travail a été effectué figurera sur la première page, en note infrapaginale.

Le *texte* doit être dactylographié à double interligne, avec une marge suffisante, recto seulement. Pas de mots en majuscules, pas de soulignages (à l'exception des noms de genres et d'espèces soulignés d'un trait).

Il convient de numéroter les *tableaux* et de leur donner un titre ; les tableaux compliqués devront être préparés de façon à pouvoir être clichés comme une figure.

Les *références bibliographiques* apparaîtront selon les modèles suivants :

Bauchot, M.-L., J. Daget, J.-C. Hureau et Th. Monod, 1970. — Le problème des « auteurs secondaires » en taxionomie. *Bull. Mus. Hist. nat., Paris*, 2e sér., **42** (2) : 301-304.

Tinbergen, N., 1952. — The study of instinct. Oxford, Clarendon Press, 228 p.

Les *dessins* et *cartes* doivent être faits sur bristol blanc ou calque, à l'encre de chine. Envoyer les originaux. Les *photographies* seront le plus nettes possible, sur papier brillant, et normalement contrastées. L'emplacement des figures sera indiqué dans la marge et les légendes seront regroupées à la fin du texte, sur un feuillet séparé.

Un auteur ne pourra publier plus de 100 pages imprimées par an dans le *Bulletin*, en une ou plusieurs fois.

Une seule épreuve sera envoyée à l'auteur qui devra la retourner dans les quatre jours au Secrétariat, avec son manuscrit. Les « corrections d'auteurs » (modifications ou additions de texte) trop nombreuses, et non justifiées par une information de dernière heure, pourront être facturées aux auteurs.

Ceux-ci recevront gratuitement 50 exemplaires imprimés de leur travail. Ils pourront obtenir à leur frais des fascicules supplémentaires en s'adressant à la Bibliothèque centrale du Muséum : 38, rue Geoffroy-Saint-Hilaire, 75005 Paris.

[redacted]

en une ou plusieurs fois.

Une seule épreuve sera envoyée à l'auteur qui devra la retourner dans les quatre jours au Secrétariat, avec son manuscrit. Les « corrections d'auteurs » (modifications ou additions de texte) trop nombreuses, et non justifiées par une information de dernière heure, pourront être facturées aux auteurs.

Ceux-ci recevront gratuitement 50 exemplaires imprimés de leur travail. Ils pourront obtenir à leur frais des fascicules supplémentaires en s'adressant à la Bibliothèque centrale du Muséum : 38, rue Geoffroy-Saint-Hilaire, 75005 Paris.